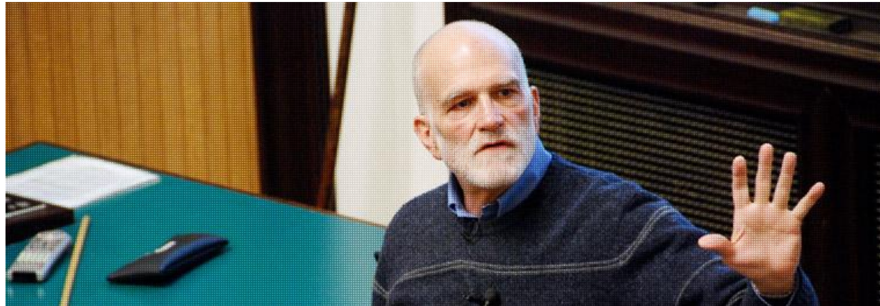
演化，生態和行爲的原則

Stephen C. Stearns 教授主講

Open Yale lecture Principles of Evolution, Ecology and Behavior



課程

本課程爲開始研讀生物學和環境學的學生介紹演化，生態和行爲的原則；以適合全體耶魯大學大學部學生的形式討論主要意念和結果。最近的進展爲這些範疇注入動力，其結果的影響力已超越本身界限：這些意念、機制和進程都應成爲所有生物學家和有教養公民的法寶。

Stephen C. Stearns 教授

Stephen C. Stearns 是生態及演化生物學 Edward P. Bass 教授，是生命史演化程演化醫學的專家。他曾就讀於耶魯，威斯康辛和加拿大卑詩等大學。他的著作有《演化論導讀 *Evolution, an Introduction*》、《從滅絕的邊緣觀看 *Watching from the Edge of Extinction*》以及《生命史的演化 *The Evolution of Life Histories*》。教授也是《衛生與疾病演化 *Evolution in Health and Disease*》和《性別演化及其後果 *The Evolution of Sex and Its Consequences*》期刊的編輯。他創辦「演化生物學歐洲學會」和「熱帶生物學協會」，並出任會長。.



講座列表（英語連結 Open Yale Courses 網頁。）

（一）入門篇

28. 生態群聚 Ecological Communities
29. 島嶼生物地理與入侵物種 Island Biogeography and Invasive Species
30. 生態系統的能量和物質 Energy and Matter in Ecosystems
31. 爲何如此多物種？影響生物多樣性的因素 Why So Many Species?

（九）行爲生態學

32. 個體覓食的經濟決定 Economic Decisions for the Foraging Individual
33. 演化的賽局理論：戰與鬥 Evolutionary Game Theory: Fighting and Contests
34. 交配制度與親子照護 Mating Systems and Parental Care
35. 另外的繁殖策略 Alternative Breeding Strategies
36. 自私與利他 Selfishness and Altruism

教科書：

Cotgreave, Peter and Irwin Forseth.《生態學入門》*Introductory Ecology*. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2002.

Krebs, John R. and Nicholas B. Davies.《行爲生態學導讀》*An Introduction to Behavioral Ecology*, 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1993.

Stearns, Stephen C. and Rolf Hoekstra.《演化論導讀》*Evolution: An Introduction*, 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2005.

Galapagos 群島的網站（英語）http://cmi2.yale.edu/galapagos_public

譯者的話

這門耶魯大學開放式課程在 2009 年春季錄映，每星期講課三次，每次五十分鐘。耶魯大學網站發表教授英語授課的錄像和文本。講者以投影片爲大綱，配合即場解說。

翻譯錄像教材，一般是翻譯轉錄文本，製作字幕，配合授課錄像播放。譯者多番斟酌，認爲這門課程製作中譯字幕模式事倍功半，反而爲自學者帶來麻煩。這三十六門講課，大多數要配合投影片；內容有圖片，樹形圖，表格，數學方程式等等。要理解講座，就要細看投影片。錄像往往未能配合投影片的時序。即使適時抓住了，圖片內容沒有中譯，自學者看著也是火星文。

另一難題是教授的跳躍式說話，有時解說和補充投影片大綱的內容，有時翻來覆去，有時跳過部份內容，少許部份的一些細節經考證後發覺是弄錯了。

三十六講的文本字數不少，涵蓋的範圍廣泛，每講的主題都可以成爲獨立的深入課題。教授講課的對象是耶魯大學的學生，有些是研究生，對這門課有根底，跳躍式講課不成問題。中譯本的讀者可能沒有這份功力，也可能欠缺一些基本知識，未能充份領略課程要義。

譯者最後決定中譯本要結合解說文本和投影片，整理一套綜合教材，以投影片大綱爲框架，解說文本爲內容細節，圖片和表格內容盡可能中譯。感謝耶魯大學應譯者要求，慷慨發送投影片檔案。

「生態生物學」對譯者來說，是一門新學科。將心比己，盡可能羅列一些參考資料，以補充基礎知識。逐字翻譯口授文本，章法很亂。譯文有適當調整：刪去重複部份，以較詳盡的投影片資料取代教授的跳躍講話。

插圖

沒有註明出處的圖片全取自原教材，補充圖片以腳註說明出處。雖然盡可能取用開放版權的材料，無可避免要取用一些版權作品。據我了解，根據版權法的「合理使用」作教育用途原則，這是法律容許的。如有版權人認爲侵權，煩請通知，自當刪去。

如有能人君子認爲應該製作中譯字幕，又認爲中譯本有可取可用之處，請隨意改作。這正是 Creative Commons 容許「改作」的原意。中譯本未經編輯審查斧正，如有錯譯漏譯，文責自負。指正建議請聯絡 self.learning.college@gmail.com。

求付費下載。署名形式爲**《演化，生態和行爲的原則》（開放共享中譯版），譯者：馬景文（自學書院），2011 年。**

開放知識

在 Creative Commons（創意共享）盛行之前的年代，翻譯事先要徵求持有版權的原作者同意。藉著互聯網的發展，網絡爲知識傳播打開方便之門。先提到**開放閱讀** Open Access。學術文章以往一向在專業期刊、學報發表，一般只可以在門禁深嚴的高等學府圖書館看到。從投稿、同儕審查到出版要用很長時間。近年來，不少期刊、學報轉用電子出版，處理過程一如紙本刊物同樣嚴謹，與前不同的突破是越來越多期刊、學報開放給讀者網上閱讀。爲了維持網上期刊、學報平台，稿件一經接納，投稿人還要付費。不要把這開放制度混淆一些不良之風：出版社或編輯收錢就發表稿件，不理文章是否過關。這是學術泄瀆。

開放閱讀只是改變了出版形式，沒有改變由來已久的傳統版權制度。除合理使用和適當引文外，未經許可還是不得利用原作來衍生其他作品，例如翻譯，改編等等。有關傳統版權和專利權的利弊，這篇短文不能盡述。

Creative Commons

有識之士認識到開放版權對現代社會開放知識和傳播知識的重要性。於是有了 Creative Commons 的開放及保留部份版權制度誕生。請參閱簡介。譯本以 Creative Commons 的開放版權條款發表，希望對各位自學者有所裨益，並請多多宣傳。

自學書院
2011 年 4 月

Translator's Note

This Chinese translation is derived from Professor Stephen C. Stearn's lecture series *Principles of Evolution, Ecology and Behavior* published by the Yale University under a Creative Commons (CC) license.

I have done several verbatim subtitle translations but found this lecture series more appropriate for the traditional reading text format. Professor Stearn followed the outline of his PowerPoint slides and his presentation was closely associated with the slide content. Without an understanding of details contained in those charts, tables and figures, watching and learning from the video would be extremely difficult, if not impossible, for readers whose proficiency in this subject is not up to par with the Yale students to whom this lecture series is intened.

I am grateful that Yale, upon request, has generously passed on the full slide set, making it possible to prepare this derived 'book'. I expect most of my readers are not as learned as the intended Yale students and have therefore supplemented with content drawn from the internet. These 'outside' sources are indicated by footnotes. While I try hard to confine to use open materials, mostly from Wikipedia, it is inevitable that I would have to use some 'copyright' items. My understanding is that attributed reference for educational purpose is allowable under the 'fair use' exemption rule of most copyright legislations. Still, if any copyright holder feel his or her right be infringed, I should be happy to delete the item in question, should I be notified by email.

Self Learning College
April, 2011

Email
self.learning.college@gmail.com

第一講：演化的本質：天擇、繼承和歷史

生物演化[1]有兩大意念。其一是關於這進程如何發生，稱爲「**微演化** microevolution」。這是現在進行中的演化。你的身體正在演化。每一公克糞便的細菌數目有 10 的 13 次方，內裡的變種足以涵蓋整個細菌基因體。每一次馬桶沖水，就沖走了基因體的整套新資訊。這些事經常發生。

另一重要主題是「**宏演化** macroevolution」。宏演化過程創造了歷史，歷史限制了過程。這過程已經有三十八億年，創造了有獨特事件的歷史。歷史上以前發生的事物局限了現在發生的微演化。

演化其中一項微妙事物是有許多不同比例。妻子時常對我生氣。她問：「那是在什麼時候發生的？」我說：「不是很久之前，大概兩千萬年前。」演化生物學家就是這樣，經常出入地質時間。我們首先檢視微演化的過程。這是基礎。這真正創造了模型。宏演化的模型也是十分重要，因爲這記錄了地球生命的歷史，又局限了現在的過程。

課程的演化部份有兩課入門講座。其後六個講座談到微演化原則。之後五個講座談到生物如何設計以爭取生殖成功。題材包括有性生殖的選擇，甄選配偶和類似題目。一般我在情人節講授有性生殖的選擇。

之後學習宏演化原則。這是關於物種形成，以及生物學家利用這來分析生命樹理解和推論地球生命史。然後我們看看歷史，看看歷史大事：化石和生物的多樣性以及一些生命組織的抽象原理。分析地球生命史，要用到以上的一切。

在春季假期之前，我們用兩種方法結合微演化和宏演化。第一種方法是共同演化，微演化和宏演化走在一起。第二種方法是演化醫學，要利用以上兩種思維才真正理解疾病和人體的設計。

演化的意念

演化這意念從何而來？意念多的是。可以回溯到阿里士多德思想有演化的思維成份。但演化確然是十九世紀的意念。要知道這如何發展，就要回到 1790 或 1800 年，啓蒙世紀的末期。

在那時代，如果請教有西方文化教養的人士：世界有多老？他們會說：「幾千年了。」若是問：「地球的物種從何而來？」他們會回答萬物創造時就是這樣，永不改變。若是問：「物種曾否有滅絕？」他們會說：「沒有。以前創造的萬物全都存活，可以在地球某處找到。」

Alexander von Humboldt 是啓蒙時代的人物，他出發往南美洲探險，以爲會在委內瑞拉 Tepuis 之巔找到法國人在巴黎盆地掘出的奇怪化石。他真的以爲有失落的世界。柯南道爾後來爲此寫了一本小說。這些人物以爲去到委內瑞拉或剛果，可能遇上雷龍。當時他們有這些想法。

[1] 譯註：開章明義，交待主要術語的譯文。Evolution 是「演化」或「演化」或「天演」？參詳網上許多討論文章，本譯文選「演化」。Microevolution / macroevolution 的中譯也沒有統一，有「微／小／微觀」演化–「巨／廣／大／宏／宏觀」演化，還有「單一物種」演化–「宏觀」演化。本譯文選「微演化」和「宏演化」。

他們認爲適應是因爲神的干預，不認爲有自然過程可以產生一如眼睛這樣有精美設計的事物。我們現在知道眼睛的設計實在很差勁，但他們看來很不錯。在座各位知道爲何眼睛是設計不良？眼睛有什麼出錯？眼睛有盲點。視網膜前端有神經和血管，光穿透神經和血管傳到視網膜。章魚有更好的眼睛。



地球是極爲古老。﹏Charles Lyell (1830-33)

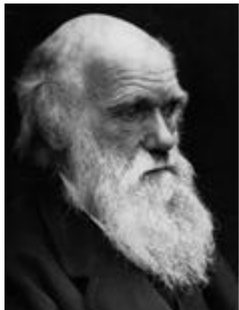
當達爾文在 1859 年發表他的著作時，人們以爲世界是極爲古老，但不能確定有多古老。我們現在知道是四十五億年。但當時人們假設海洋不斷有鹽流入，又沒有被埋藏在一些地方（其實是有的），根據山的侵蝕和海洋的含鹽度，算出〔地球年齡〕有千百萬年。沒有上億，他們算到的只有千百萬年。



化石是已滅絕的物種﹏Georges Cuvier 男爵 (1807-32)

現有物種是共同祖先的後代，同源學可以推論彼此的關係。﹏Etienne Geoffroy St. Hilaire（1830 年與 Cuvier 辯論）

人們知道化石可能是已滅絕的物種。這是 Cuvier 的貢獻。他在巴黎盆地找到哺乳動物化石。Geoffrey Saint-Hilaire 和 Cuvier 有一場關於同源異體的大論戰，當時是 1830 年。整個歐洲很多人關心論戰，這在當時是極爲重要的智力題目，是關於同源異體。Saint-Hillaire 的基本意念：既然人類的手有五根手指，蝙蝠的翼也有五根手指，鼠海豚的鰭也有五根刺，這指出有五根手指的都是源於同一祖先，所以互有關連。



適應是因爲天擇產生。﹏達爾文 Charles Darwin（1838 年筆記，1858 年發表文章，1859 年書籍發表）

那是在 1830 年，在達爾文出版他的著作之前。當然現在我們意識到適應是因爲天擇，這是達爾文教曉我們的。我略述 1838 至 1859 年間他的經歷。這是任何書本關乎生命本質最重要的意念，因此也關乎人類的情況；我鄭重建議你把握機會看一遍《物種起源》。達爾文實在是不錯的作家。這是維多利亞時代的散文，像在看狄更斯。但這是好貨色，文筆流暢。

他是如何有此成就？達爾文是中途退學的醫科學生。去了愛丁堡，不喜歡醫學院，喜愛甲蟲；這位二十二歲的年青人因爲這份熱情，被眾人認爲是博物學家。英國海軍部派遣 Fitzroy 環繞地球航行，製作海事地圖，認爲達爾文是不錯的小伙子，邀請他上船。

達爾文出發時，不比各位年長，可能比在座一些人還年青一些。他才二十二歲。他想知道物種是如何形成。他爲自己定下目標。他有雄心壯志。他定下清晰目標。目標是要解答生物學當時最迫切的問題：物種從何而來？

達爾文受到發現地質時間的地質學家 Charles Lyell 刺激，這說服達爾文是有足夠時間讓物種形成。他在阿根廷停留。在河邊看見龐大的犰狳化石，在同一河岸他見到這一代的犰狳走動，活生生的走在化石上面。兩者看來是類似，但不是同一模樣。所以是有些關連。

他在智利騎馬走上安第斯山脈，見到海洋化石被抬到海拔幾千尺，明顯是有一些動力過程把這些海洋化石抬高。他還不知道有大陸飄移，但這裡有化石。

在 Valparaiso 港口，他見到他們到達前剛發生的地震餘威。地震很強烈，可能和最近導致印尼大海嘯的地震同等強度，可能是 8.5, 8.6 級的地震，可能令海港上升達五十英呎。因此他開始看到世界是動態的。事物不是必然和以前一樣。



[2] [3]



然後他去了 Galapagos。達爾文留意到不同島嶼上的嘲鶇[4]各有不同。如果你去 Galapagos 群島，若是在 Espanola 登陸，嘲鶇想要你的水，跳到你的頭上或膝蓋想搶走你的水。但事實上不同島嶼上的嘲鶇外形也稍有不同。達爾文留意到。

（上圖是達爾文搜集的的嘲鶇標本，現藏於英國倫敦博物館。他留意到帶白色的翅膀，胸前的暗黑點有著微妙的差異。這啓發了達爾文踏上追尋物種起源的科學研究。）[5]


[6] [7]

海洋鬣蜥蜴

[2] http://blog.sina.com.cn/s/blog_4a6771dd0100j2j7.html

[3] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/ae/Darwin's_finches_by_Gould.jpg

[4] 頗多文章以「達爾文朱雀 Darwin's finches」籠統概述達爾文在島上看見的小鳥。Finch 可以是普通用詞「小鳥」，也可以是嚴謹術語：雀科的朱雀。教授原文的投影片強調達爾文看到的是嘲鶇 mockingbirds，不是朱雀 finches！引證英國報章對展覽標本的報導，可見確實是嘲鶇。

[5] http://www.guardian.co.uk/science/2008/nov/14/evolution-charles-darwin

[6] http://doc.cnnas.com/national-geographic/2002/02/galapagos-marine-iguana-523619-sw.jpg

[7] http://places.mongabay.com/south_america/marine_iguana_beach.jpg



[8] [9]

陸地鬣蜥蜴

他也留意到多種海洋鬣蜥蜴看來稍有不同，陸地鬣蜥蜴也看來不同。有趣的是他沒有留意到雀科小鳥的差異。他回到英格蘭，把藏品交給大英博物館。博物館的鳥類學者對達爾文說：「你是否知道這些島嶼的雀科小鳥是不同的？」他才醒悟到如果把中美洲的移民帶到孤島，很快就積累許多差異。

他在船上四年後回到倫敦。他有暈船毛病，以後也沒有再航海。在船上四年，他不想出海了。他和船長 Fitzroy 也有一些過節，但主要是他在小獵犬號時腸胃不好。

他讀到馬爾徹斯牧師的人口論，著作是在 1798 年出版。基本上馬爾徹斯認爲人口以倍數增加，但農業只是以線性增長。因此人口必然會耗盡資源。達爾文被說服所有生物都爲資源而競爭，這是無可避免的情況。他很清楚生殖是如何有力令人口倍增。稍後在課程的生態部份再討論。

我們現在知道生物競爭主要不是爲了食物資源，而是爲了千方百計把本身基因傳給下一代。因此雄性爲爭取伴侶而競爭。競爭也可能是爲了築巢的地盤，爲食物，和許多其他的事。但無論如何這指導了達爾文的思想。他寫下**天擇** natural selection[10]的意念。他是在 1838 年想到的，寫下筆記。

一分鐘說完「天擇」，使人誤解這是簡單意念，因爲機制看來是如此簡單，但影響深遠。達爾文理解這些影響。他沒有即時發表。他做了其他事情，用了五、六年研究蔓足類海產甲殼動物。他寫下很多對事物的意念，但與天擇無關。直至 1858 年，年青的英國博物學家 Alfred Russel Wallace 來函才喚醒了他。Wallace 在印尼被瘧疾折磨時想到同一意念。

Wallace 知道達爾文一直思考這些事物，寫信給達爾文。當其時達爾文這位英國紳士要決定：一則是有禮貌讓 Wallace 獨領風騷，一則是開誠佈公他早已有這意念，一如他的同行所知。最後決定是兩人聯合發表。

耶魯大學圖書館有 1858 年林奈學會的《生物學期刊》，可以見到 Wallace 和達爾文兩篇文章並列，陳述天擇的意念（譯註：參見〈達爾文–華萊士初論物種起源〉中譯本）。達爾文趕忙把他

[8] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/87/Land_Iguana.jpg

[9] http://people.rit.edu/rhrsbi/GalapagosPages/Pictures/Reptiles/LandIguanas.jpeg

[10] Natural selection 天擇，或譯爲「自然選擇」。「自然選擇」在中文可以有較廣泛的意思和應用。「天擇」一詞獨特，沒有別的用處。

的著作出版。他寫作時，著作可能有 1,200 頁，他發表了 350 頁的撮要，書名是《物種起源》。第一天已經賣得很好，售出六千冊，之後從沒有絕版。



這是「小獵犬號 HMS Beagle」。達爾文睡在船長室的吊床，在船的後半部，搖晃得很厲害。這就是我想談到演化這意念的主要內容。

我想讓大家感受到，像各位一樣的青年人知道有深層問題，走出去世界，恰好有幸在受到激勵的特別環境，得出改變世界的意念。沒有理由這不會再發生。（參見《達爾文自傳》中譯本。）

簡介微演化和宏演化

性狀天擇：必要的條件
(1) 生殖成功的差異。
(2) 性狀的差異。
(3) 生殖成功與性狀不是沒有相互關係。
(4) 性狀的狀態可以遺傳。
有疑問時，應重新審視這些基本條件。

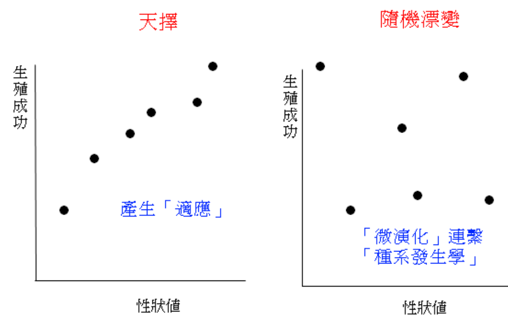
種群中有不同的生殖成功，是什麼意思？在座各位是獨生子女的請舉手。有五、六位。有多少是來自兩孩家庭？很多。三孩家庭？有幾位。四孩家庭？有幾位，但少於獨生子女。那一位是五孩家庭的？有一兩位。六孩？沒有。若然在十九世紀，這一刻還會有很多人舉手。

剛才所見是課室內以家庭單位代表生殖成功的差異。生殖成功的差異，基本意思是不同家庭的不同子女人數，或是不同個體的不同子女人數。性狀也有一些差異。

有多少人是不夠 5 呎 5 吋？有多少人是 5 呎 5 吋至 6 呎之間？有多少人是 6 呎以上？這課室內各人的高度有很多差異。生殖成功有很多差異，高度有很多差異。生殖成功與這性狀的相互關係應該不是零。對這性狀有一些研究。原來較高的男人有較多子女。我不知道這是否美國職業籃球的效應，或是在許多社會也是如此。因此生殖成功和性狀的相互關係不是零。這性狀必然是可以遺傳。人類的高度遺傳可能性約爲 80%。因此高度的天擇全部條件都在這課室。各位將來生兒育女情況就是如此。

因此若然你思考演化是否影響種群，溫習這些基本條件。若是違反以上四點任何一點，可以停止天擇。如生殖成功沒有差異，例如終生一夫一妻制加上一孩政策，生殖成功沒有差異，因爲每人只有一個孩子；當然有些人沒有子女，這是最接近「沒有差異」的情況。

如性狀是五根手指；很少人有六根手指；有一些「六指琴魔」[11]，但很少。若然生殖成功與這性狀的相互關係是零，結果是中性演化，事情只是自由發展。如性狀不能遺傳，或是沒有基因成份，那就不會演化。



因此天擇不是必然會發生。只有在某些條件下才會發生。左圖可見：性狀有差異，生殖成功有差異，兩者有相互關係：天擇把性狀推向右邊。

看右圖：性狀有差異，生殖成功有差異，但兩者沒有相互關係，那就有了**隨機漂變** random drift，情況迴然不同。這情況導致適應，導致大家熟悉的奇妙生物學。於是有了（細胞核）成熟分裂；於是大家有了眼睛；於是大家有了腦袋。威力無比。

右邊的情況是隨機漂變，把微演化連結系統發育；讓我們從 DNA 序列的差異去推論歷史。這說法暫且很難理解。這一刻不要期望淺白易明。兩三課後我會詳細說明我們需要漂變過程才產生大規模的規律性，給出宏演化的時間和關係。

因此兩者都是由生殖成功差異所推動。差別在於基因或性狀的差異，與生殖成功差異是否有相互關係。

如天擇是強而有力，可以得出頗爲奇妙的事物。有不同例子說明**適應** adaptation。切葉蟻是世上第一批農夫，在五億年前馴養一種霉菌，之後一直培育。深海玻璃海綿綱動物的精密形態，高效從水中濾出物體；鯊魚軀體的設計等等都是「適應」的例子。



蝙蝠回聲定位：強力天擇的結果

蝙蝠也是例子。我還是耶魯學生時，在這座大廈研究蝙蝠。許多蝙蝠是食蟲動物，在漆黑晚上獵食飛蛾。它們利用聲納。蝙蝠體重只有約 50 至 100 公克，發出的聲音一如你在 Metallica 音樂會站在主音結他的擴音器旁邊。好吧？或是波音 747 起飛一樣響亮。這小動物發出難以置信的巨響。有 130 分貝。

[11] 古老的港版武俠小說，絕無歧視之意。

因爲聲音的強度和振幅是隨著距離的平方而減弱，蝙蝠能夠偵測飛蛾反彈的回聲，可以在二十英呎距離收到回聲。飛蛾反彈的回聲減弱了約百萬份之一，時間延遲約一至二毫秒。想像大叫一聲「嗚」，幾毫秒後聽到「的」一聲，還不會把自己變聾。



這就是精密。蝙蝠耳朵有全部生理機能可以聽到傳回來的回聲，可以實際上辨別是毛茸飛蛾或是平滑甲蟲。飛蛾有各種適應避開蝙蝠。飛蛾聽得到蝙蝠。蝙蝠在游弋，飛蛾聽得到。飛蛾拼命的朝地面快速下降，蝙蝠俯衝而下。飛蛾的耳朵有一種蟎。大家可以理解小蟎的難題。飛蛾被擒，小蟎也沒命。

小蟎的解決辦法？只生活在一隻耳朵。在飛蛾在耳朵找尋蟎，必然發現它們全躲在一隻耳朵。這樣飛蛾有一隻可以聽到蝙蝠的耳朵。生物學有很多這些奇事。[12]



會捕魚的兔唇蝠能夠偵察水面的漣漪，俯衝而下用後腿抓魚；可以偵察到突出水面 0.1 毫米，直徑 0.1 毫米的線狀物體。[13]

約四年前在阿瑪遜，妻子和我在湖上黃昏泛舟。天色漸晚。翠鳥整天在湖中捕魚覓食；白天湖水有許多魚類需要的食物，但魚怕鳥。隨著天色變暗，翠鳥不可以狩獵，整個湖面都是搶吃食物的魚類。

它們計時精密，知道天色轉暗到什麼程度才安全。魚兒就上來覓食。日落後不久這一刻，蝙蝠隼[14]還停留在湖的四周。可以見到蝙蝠隼在樹幹坐立，起飛。魚兒開始覓食十五分鐘後，天色昏暗，蝙蝠隼不能再狩獵，這時兔唇蝠出動，幾百隻蝙蝠滿鋪水面，就在我們一公尺外捕魚。

這故事有幾點我想提及。其一是整個群體都精密適應。成員都知道是什麼一回事，有什麼風險，有什麼代價和利益。另一點是我從通識教育學懂很多；在阿瑪遜河泛舟，蝙蝠在一公尺外出現，我的人生變得豐富，因爲我等待這一刻四十年了。我在耶魯的課程聽過。我知道這吻合我所知道的適應；我能夠目睹是多麼高興。

適應，令人印象深刻。怪人會喜歡漂變。我也有怪人的一面啊！漂變在形態或美觀方面不是很美麗，這是數學上的美麗事物。當生殖成功和性狀的差異沒有相互關係，就有漂變發生，導致這樣的模式。

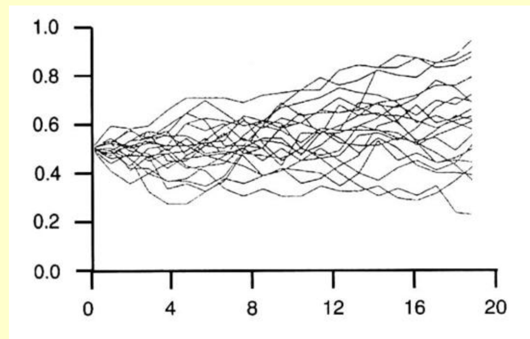
---

[12] http://entomophily.files.wordpress.com/2010/10/moth_ear_mites.jpg

[13] http://t1.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcQFVhSp-TT2CW2GImxa-P4fpAeiHNNpPo6U5J4CFLxcgaU5dwQW

[14] 譯註：bat falcons 蝙蝠隼是鳥類，不是蝙蝠。

中性性狀的隨機漂變



選擇性的中性性狀漂變。1.0 和 0.0 是吸收狀態。

20 次模擬，維持 20 世代。全都以頻率 0.50 開始。

開始時有二十個種群，各自的基因頻率是 0.5，假設**成熟分裂** meiosis 像拋硬幣一樣的隨機，讓差異和生殖成功自然發生，讓這些種群繁衍二十世代，可以看到的最終結果會一如圖片的可能分佈。開始時全都是 0.5，然後變得雜亂無章。

這是漂變過程的影像，如任一種群的基因頻率上升至 1，或下降至 0，過程會停止，因爲這些過程是吸收狀態。如頻率變成 1，大家都有了，不可能有改變；如頻率變 0，大家都沒有，也不可能有改變。這就是所謂吸收狀態。

談談**初步近似** first approximation：整體生物的性狀都是天擇的產品。可能不是在最近，但一般在生命史的某一時刻，天擇塑造和設計了整體生物的性狀。在初步近似，漂變塑造了許多基因序列。整體生物的設計和雜亂的基因體有很多例外。

一些基因序列有清晰的選擇值。這方面有很多文獻。撰寫基因體選擇標記的論文，或是如何甄別基因體那一部份最近被選，可以找到很多資料。整體生物的性狀有一些是沒有表面的選擇值；例如下巴。

下巴實際上是經歷發育演化的結果：大猩猩或黑猩猩的下巴突出，變得扁平；因此我們的垂直面頰比黑猩猩或大猩猩扁平。因爲向後移的緣故；以前已經存在但被遮掩的東西於是突顯出來。這是下巴的由來。這不是說下巴是經選擇的。現在可能是在形成之後，可能涉及一些性選的選擇。但肯定原先形成的發育過程不必然是因爲適應，可能只是基本上口部以上一些持續過程的副產品。

微演化

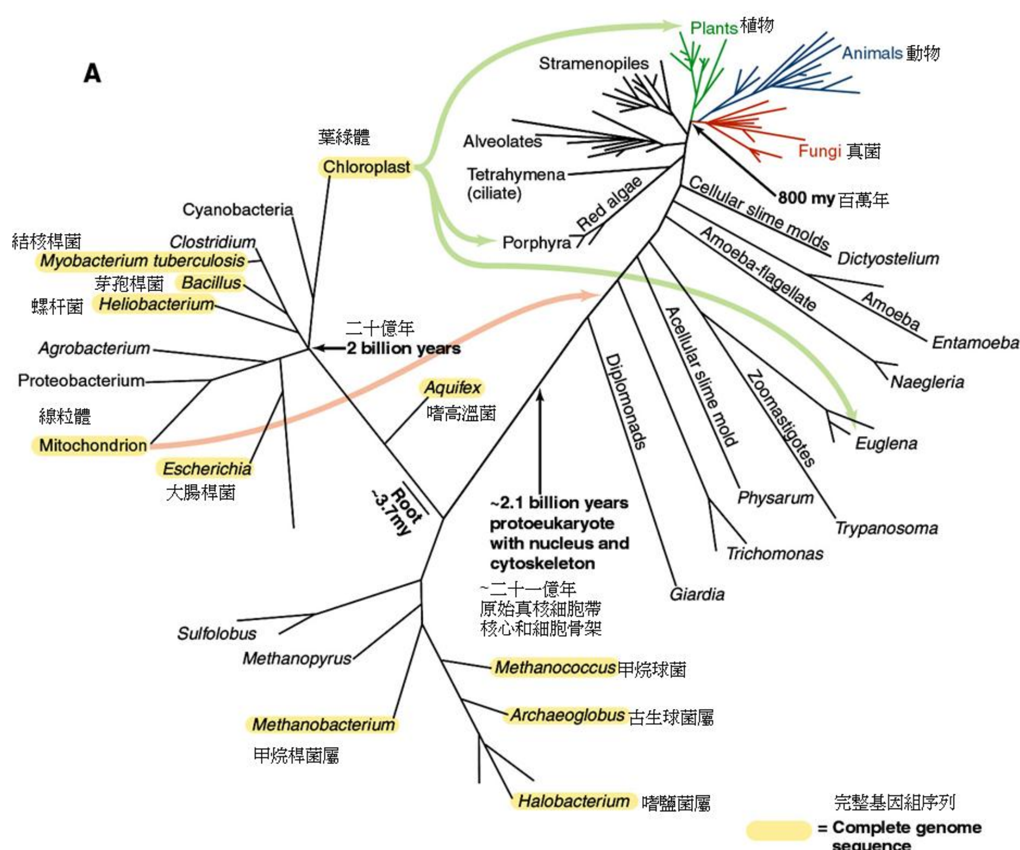
微演化＝天擇＋漂變
天擇由生殖成功的差異所推動。
選擇施加於性狀的強度，是以性狀差異與生殖成功差異的相互關係計量。
當生殖成功與性狀沒有相互關係時，性狀沒有系統性改變。
這不是說性狀沒有改變，性狀的漂變是不能預測。

微演化的主題是天擇和漂變。生殖成功的差異推動天擇。計量選擇的強度是性狀差異與生殖成功的相互關係。沒有相互關係，就沒有系統性的改變，然後事物漂變。

宏演化

談談宏演化：大規模過程，大事件。有人問你：「**宏演化**這華麗詞語有什麼意思？」基本答案是這樣。世上有生命樹。地球每一東西都有共同的源頭。每一東西與其他有關連，可能除了病毒。病毒的基因體太細微以致我們不能下定論。樹幹點是物種形成事件：新物種在這時刻形成。

歷史有重大主要事件的痕跡。曾經有大規模滅絕。曾經有隕石撞擊。生命訊息結構的組織曾經有重大改變，時間軸上是各門生物學學科。生物學的不同部份就是研究這過程的不同部份。

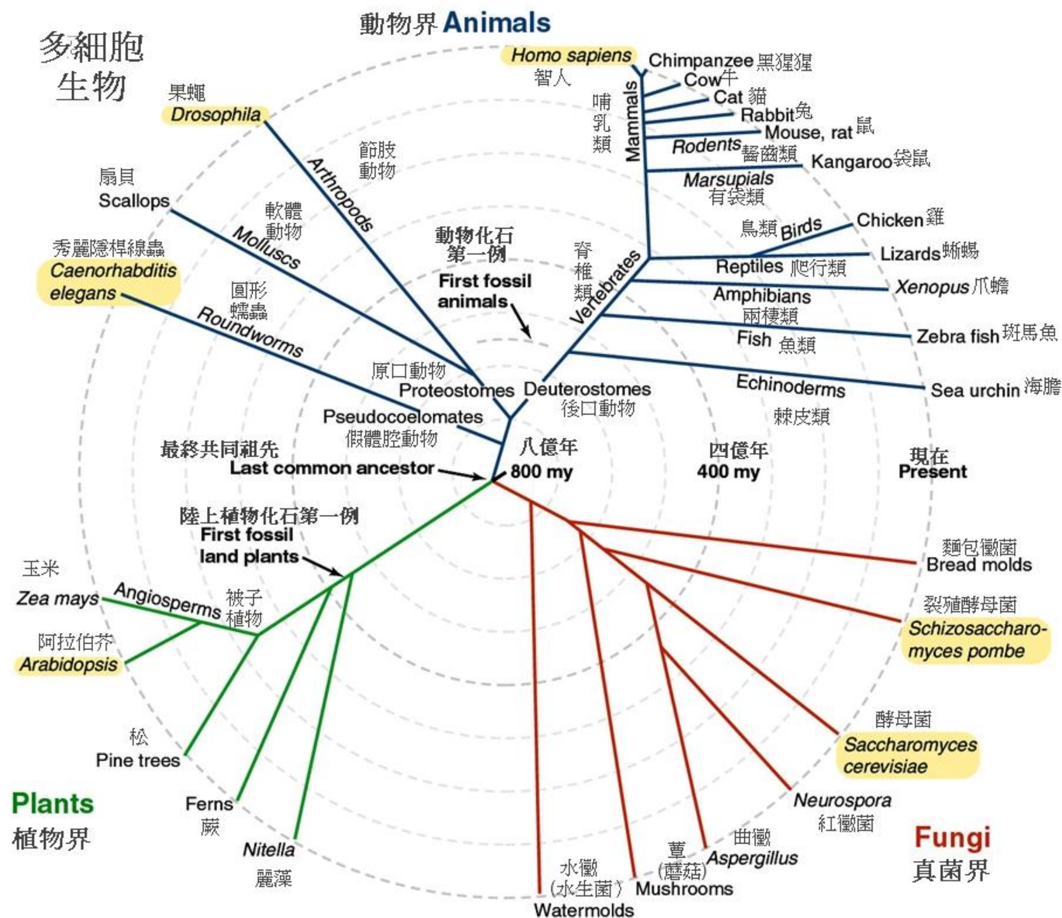


生命樹[15]看來是這樣的。這是一株大樹。在這個比例，看到生命的三域[16]：**真細菌** bacteria、**古細菌** archaea 和**真核生物** eukaryotes，根部約爲三十七億年。在某一刻，一個紫色細菌走進了真核生物，變成**線粒體** mitochondrion；在另一刻，藍綠細菌三次進入不同演化系，變成葉綠體。

---

[15] 生命樹 Tree of Life 亦稱「演化樹」或「種系發生樹」，有很多不同表達的形式和版本。

[16] 傳統的生物分類階層，從大到小分爲：界(Kingdom)，綱(Phylum)，目(Class)，科(Order)，屬(Genus)，種(Species)。Kingdom 一詞最初的中譯是「界」。這分類法的制定不斷改變。林奈在 1735 年只提出動物和植物兩界 Kingdom。近代學者提出在「界」之上有「域 Domain」；「域」和「界」的分類又有重叠，加上中譯沒有統一和更新：於是 Domain 可作「域」或「界」，而 Kingdom 可作「界」或「門」，非常混淆。這門課程的譯文採用「域—>界—>綱—>目—>科—>屬—>種」的階層稱號。



這是大比例圖表。這宇宙中最重要的智人，高高在上，在小樹枝上。放大這部份，只是看看多細胞生物。多細胞生物似乎在八至十億年前形成。

這是本校「分子，細胞及發育生物學系」Tom Pollard 約在五年前製作的，當時黃色部份的基因體已全部排序。現在有數以百計的基因體已完成排序。在生命的最初二十億年，大多數動作都是因爲基底輻射。然後是真細菌、古細菌和真核生物祖先，單細胞事物。在這比例，人類（智人）只是小枝幹的尖端，而共生事件把線粒體和葉綠體帶入真核細胞。

這是大家關於本身的一些有趣事情。人類是基因體的群體，不是單一基因體；體內有線粒體。主題：以前發生的物種形成事件，尤其是在過去十億年，已經創造了生命樹描述地球各樣東西的關係。

種系發生學 phylogenetics 是有系統的生物學，研究這些關係，以推論生命的歷史。如何推論生命樹，是真正深層的問題。生物額上沒有條形碼說明與誰有關連，要猜測誰與誰有關連。明白這些關係，就知道歷史，因爲歷史是由關係定義。

我們研究關於歷史的假說，測試這些假說的高下，試圖找出最符合已知數據的那一個。這給出歷史框架方便解讀以往發生的事情。以前曾發生重大事件。以下略爲簡述。

生命史的重大事件	
生命	3900-3600 百萬年前
真核生物及（細胞核）成熟分裂	2500-1600 百萬年前
多細胞體	100-600 百萬年前
主要動物軀體規劃	570-540 百萬年前
二疊紀大規模滅絕	250 百萬年前
被子植物輻射適應	135-65 百萬年前
白堊紀大規模滅絕	65 百萬年前
我們知曉的語言	0.06 百萬年前
書寫	0.006 百萬年前
樂與怒／電腦	0.00005 百萬年前

生命形成於約三十六至三十九億年之前，而且似乎形成得相當快。在隕石撞擊之後，地球表面冷卻讓水凝固爲液體存在地球表面，大約在一億年後，生命可能很快就形成。可以論證的是在第一百世代之內，出現了第一代的寄生蟲。事情發生得很快。

之後是真核生物和〔細胞核〕成熟分裂[17]（生物學家是這樣形容有組織的有性繁殖），發生在十五至二十五億年之前；十億年前有了多細胞體，我們有了種系發生。除了水母和幾個近親，似乎在五億五千萬年前動物開始形成軀體規劃。

地球的生命在二疊紀大規模滅絕事件幾乎喪失殆盡。這似乎是因爲海洋中毒而發生。放射狀花朵出現在六千五百萬至一億三千五百萬年之前。

語言是重要的，因爲有了語言，世代之間有獨立的資訊傳播，文化傳播大概是六至十萬年前，當時至少有句法和複雜的資訊儲存。文字只有六千年的歷史。當然，重要的東西都是近期的。

這就是生命觀：從細菌到恐龍，到樂與怒；全都可利用演化原則來研究。生物學的學科如何映照這一切？

[17] Meiosis 成熟分裂，又稱減數分裂，是生物細胞核分裂的主要機制之一，是指有性生殖生物性成熟以後，性腺中的性原細胞經分裂形成配子（動物）或性孢子（植物）的過程。在減數分裂過程中，一個雙倍體核（具有兩套染色體的核）先後經歷同源染色體和複製染色體等連續兩次分裂。染色體數目的（每個有一套染色體）結合形成合子時的數目加倍現象。通過減數分裂使親代與子代之間的染色體數目保持恆定，保證了物種的相對穩定性；另外在減數分裂過程中，發生非同源染色體的重新組合，以及同源染色體間的部分交換，從而使配子的遺傳基礎多樣化，這就爲生物的變異及其對環境條件的適應性提供了重要的物質基礎。因此，減數分裂是生物有性生殖的基礎，是生物遺傳、生物進化和生物多樣性的重要基礎保證。（錄自維基百科）

生物學時序：各學科如何約略映照古生物學時段	
微生物學及生物化學	3900-1600 百萬年前
基因學及細胞生物學	2500-1600 百萬年前
發育生物學及一般生理學	1000-540 百萬年前
神經生物學	600-0 百萬年前
行爲學	600-0 百萬年前
人類學	15-0 百萬年前
演化學	3900-0 百萬年前

微生物學與生物化學試圖研究全體生命共有的東西，例如細菌中的化學作用與人類肝臟的化學作用相同；這大概有十五至四十億年的歷史。遺傳學和細胞生物學，頗大程度上研究成熟分裂。還有細菌遺傳學，而真核生物遺傳學研究十五億年前的東西。發育生物學和普通生理學是研究多細胞體的學系，對象是多細胞生物。這些只在十億年前形成。神經生物學研究複雜的神經系統，例如「頭部專化 cephalization」，這是有五至六億年歷史的現象。行爲學大致相同。班上有幾位人類學家，研究在過去一千五百至二千萬年在「人類」枝幹衍生的東西。

這一次講座的主要概念：生物學有兩種解釋。其一是最近似或裝置性問題，答案來自研究分子和較大的結構如何運作。這都是物理和化學的基本問題。其二是最終或演化問題，是關於事物爲何存在，爲何是如此設計；答案來自天擇或歷史，最好辦法是利用和結合兩方面的解釋。

生物學有別於物理學和化學，是因爲天擇。物理學和化學的教科書找不到這原則。這其實是一般性原則，隨適用於生物學，也實際上適用於其他事物，並不限於物理學和化學。生物學有一個模式，把生物學與地質學和天文學結合，這就是歷史。因此演化生物學有歷史思想這一重要元素，以及較爲抽象的天擇行動，爲了生殖成功而設計生物，以及塑造改變和基因頻率。

生命最令人驚奇的一件事

生命與非生命延續。通過自然過程，生命源自非生命物質。我們的基因訊息沿著繼承的路線追溯到生命之源，在這一點與無機物質合爲一體。

講座終結前，我要告訴各位驚訝的事。我不可能每一課都有些驚訝的事告知大家。教授生物學入門課程，有幸的是提出一些以後不再討論的大事。這是其中之一：我們與非生命接續。

我會這樣說服大家。想起你的母親，想起她的母親，想起她母親的母親。我希望你像是做數學題的推論求證，沿著這過程一直向後推。讓這過程繼續，隨著時間往後退。現在加快。回到一千萬年之前，一億年之前，十億年之前。最終回到三十九億年之前。在這三十九億年的過程中一直有「母親」。在三十九億年前，奇事發生了。你超越了生命的起源，再沒有母親了。這一刻你是和非生物有關連。

這即是說，生命樹不僅把人類連繫地球的所有生物，生命之源也把人類連繫到整個宇宙。這是深層次思想。人體內每一元素比鐵較重，人體需要很多這些元素；每一元素都是在超新星中合成。地球是超新星物料的二手循環再用，構成人體的材料是在最重要過程中所使用的材料。

演化生物學帶給大家的願景，不僅只是如何實際思考和分析生物學的「如何」和「爲何」，也是關於人類景況較爲普及的陳述。希望你有時間反思後者。下一節課是遺傳學基礎。



第二講：遺傳傳播的基礎

這一講從這張嬰兒相片開始。網絡是如此偉大。你可以從網上下載好看的圖片。

一開始向大家提出一個問題。Jill 和 John 想要小孩。Jill 有藍眼睛，而 John 有褐眼睛。Jill 的其他男友都有藍眼睛。嬰兒有藍眼睛。John 應否擔心？John 有褐色眼睛，寶寶有藍眼睛，John 應否擔心？



Jill



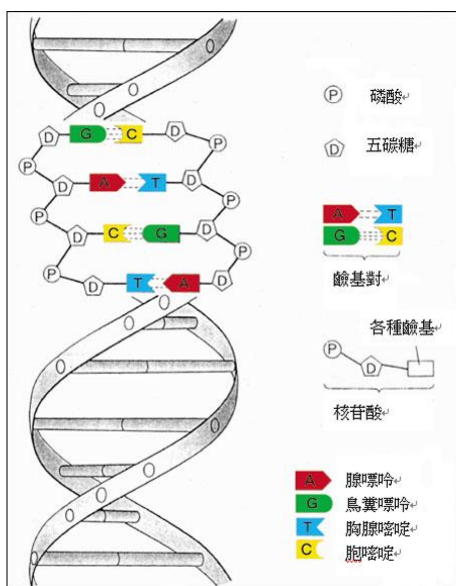
Jack



可能有問題的寶寶

可以假設藍眼睛比棕色有優勢，這大致上是正確的。但實際情況是較爲複雜。John 來自一個島嶼，百分之一人口有藍眼睛。所以說，根據表面證據，也許 John 應該擔心。

只是根據遺傳學，不是基於行爲或謠言等等，他應該有多擔心？稍後討論。我開始就這樣做，只是想指出有一些有趣的事情觸及我們的日常生活。



接下來盡可能多談談遺傳學。有一些內容可能大家已經非常熟悉。自 1945 年以來，我們知道遺傳物質是脫氧核糖核酸 nucleotides [18]。自 1953 年以來，已經知道它的結構。非常重要的一點：基因是從父母傳給後代的固體顆粒。不是液體，實際上是物質。

我們確切知道基因是什麼。基因把信息編碼，成爲**核苷酸** nucleotides 序列；在基因這是**腺嘌呤**(A=adenine)，**胸腺嘧啶**(T=thymine)，**鳥嘌呤**(G=guanine)和**胞嘧啶**(C=cytosine)。可以認爲這只是四個字母，彼此串成線性鏈，形成分子，雙股相互左右扭曲，形成雙螺旋結構。因此，看來這樣的。**磷酸糖鏈** sugar phosphate strand 形成主幹，然後核苷酸粘貼在主幹，彼此配成**鹼基對** base pair：腺嘌呤(A)與胸腺嘧啶(T)配對，鳥嘌呤(G)和胞嘧啶(C)配對。[19]

---

[18] deoxyribose nucleic acid, DNA

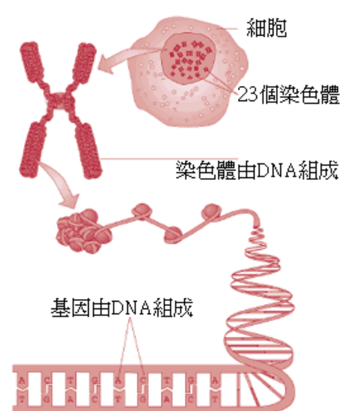
地球上每個 DNA 分子的糖磷酸主幹都是一樣，分子的信息是在核苷酸序列。可以想像是組成文字的字母。這些是大分子。如果把你體內所有的染色體核放在一起，只是一個細胞單元，串在一起，一個單倍體副本剛好是一公尺長。因此，這是高分子，確實是重要的高分子。這是很大的東西。

當我第一次分離甘蔗的 DNA，濃縮成乙醇，在乙醇混合物得出一堆白色，細絲的鏈，可以用玻璃棒繞圈。這是大東西。我們不是談論微小，細小的分子。DNA 是大東西，非常穩定。

究竟這是怎麼涉及到生物？這就是**基因型** genotypes 與**表現型** phenotypes 的問題，這是信息和物質的問題。有一個總原則相當有吸引力，這是關乎如何把信息轉化爲物質。基因型基本上是 DNA 的信息，生物每一細胞已經有了建立整個生物所需的全部信息。

順帶一提，這是有趣的陳述。如果可以克服卵子的母細胞一些遺傳程序，原則上是可以只是把棉籤掃一掃臉頰，取下一個臉頰細胞，然後把弄奇妙的生殖醫學就可以複製你，只是利用臉頰細胞的 DNA。現在看來，卵子的發育機制至關重要，很難做得到。但是，只是從信息的觀點來看，體內任何細胞可以用來製造另一個你。可以利用髮根的細胞做出同樣事情。

表現型就是生物的實體，根據基因型指示而建立。基因型含有信息，表現型含有材料，通過發育生物學把信息轉化成物質。解碼這種轉變是二十一世紀生物學的主要研究議題，稱爲建造基因型／表現型的圖表。這是發育生物學的現代術語。



DNA 實際在細胞那一處？更多詞彙。我爲那些最近沒有接觸生物學的菜鳥建立語彙。我先說幾句。單細胞生物和多細胞生物（包括人類）是**真核生物** eukaryotes，有真正的細胞核，其多個線性**染色體** chromosomes 含載細胞核的 DNA。染色體是長條結構，有中央支架，也有中央鏡子。DNA 本身實際上是包裹著染色體的蛋白質。[20]

在生命史最初二十億年，**原核生物** prokaryotes 生活在地球，即是真細菌和古細菌這些單細胞生物，其 DNA 基本上沒有單獨的染色體，只存於一個循環迴路。這個環狀染色體貼在細胞壁。因此真核生物和原核生物的組織有很大差異；真核細胞核很可能是原核生物的演化殘留，是**細胞器** organelle 的可能來源。有些細胞器曾經是獨立生物：**線粒體** mitochondrion、**葉綠體** chloroplast、**紡錘體** spindle apparatus 等等。紡錘體是拉開染色體的紡錐器具，有一個與之相關的小圓形基因體。

---

[19] http://life.nctu.edu.tw/~mb/image/chapter1-18.jpg
[20] 圖片譯自 http://www.ectodermaldysplasia.org/images/DNA.gif

多說一下染色體。一個物種的染色體數目通常是常量，雖然有一些變化。你從父母各自取得 23 個。所以體內每一細胞有 46 個，除了紅血細胞，這些細胞沒有細胞核。來自父母親的雙重套裝，稱爲**雙倍體條件** diploid condition。所以 d - 1 - 2 是來自希臘文 diploid 雙倍體。

與此對比，卵子和精子是**單倍體** haploid。因此，**配子** gamete 是單倍體，只有一套染色體。人類單倍體數目是 23。雙倍體的數量是 46。核染色體的最低數目世界紀錄爲 1。蛔蟲是存活在狗隻腸道內的線蟲，只有一個染色體。最大數量染色體的世界紀錄可能是蛔蟲，但是在軀體之內。一個染色體在發育時分成一千小塊。因此，染色體數目差別很大。

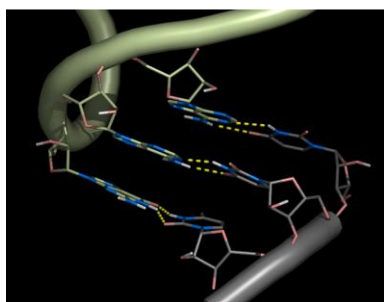
染色體有基因和其他東西。可以想像一個染色體是一千個基因，又想像一個基因有幾千個核苷酸。可以想像基因是 DNA 的部分，告知細胞製造特定的蛋白質，特定結構的**核糖核酸** Ribonucleic acid, RNA。因爲有剪接和其他東西，還有許多其他現在很重要的 RNA 類型；多種調控 RNA。

生物是由蛋白質和受蛋白質行動管制的材料組成。基因體的 DNA 是一組指示，指示在某些地方和時間如何製造什麼蛋白質以控制生物的建設，並確定物種的獨特性。這是用幾句話描述難以想像的複雜和美麗的東西。

如果認爲眼睛，大腦，肝臟等等是如何複雜，想想地球有千萬至一億種生物物種，地球上生物基因體存儲的信息數量絕對驚人。順帶一提，當一個物種滅絕，這有點像燒毀亞歷山大圖書館，失去了所有這些信息。

好吧，基因是在特定地點，各有不同形式。基因在染色體的地方稱爲**基因座** locus，這是經典遺傳學。基因有不同版本，這些不同版本稱爲**對偶基因** alleles [21]。例如，眼睛顏色的基因可以是藍色或褐色。藍色有本身的對偶基因，褐色有本身的對偶基因。

擁有兩個不同版本的基因—從母親和父親得到各一版本—這是**雜合子**（雜基因結合）heterozygote，這情況稱爲雜合子條件。如從父母雙方得到同樣版本，這是**純合子**（純基因結合）homozygote，稱爲純結子條件。



基因的結構　基因是什麼樣子？現在已知的有很多，我鼓勵大家上網，鍵入「基因結構」[22]，看看彈出的所有圖表。通常基因已經有**密碼子** codon，即是三個核苷酸 nucleic acids，在打招呼：「請在此開始閱讀我。」

然後在最後還有一個**終止密碼子** stop codon，寫著：「在此停止。」兩者之間有了一個長字符串的 DNA，其中一些（這是

---

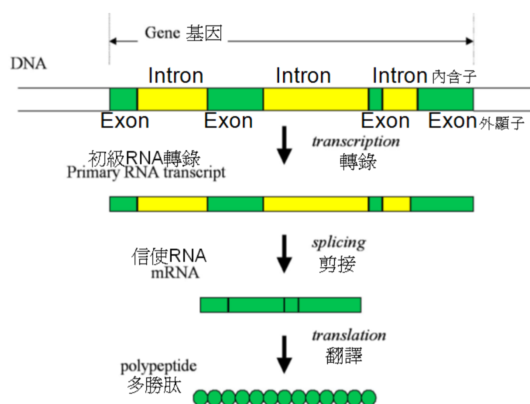
[21] 譯註：Allele 台譯「對偶基因」，大陸慣譯「等位基因」。兩種譯法都有欠妥之處，請參閱這詳細的討論。

[22] http://www.chem.ucsb.edu/~molvisual/Img/142C/codon_anticodon.png

在真核生物，不是在原核生物）長串的 DNA，有一些最終編碼蛋白質，有一些不是。編碼蛋白質的部份稱爲**外顯子** exon；這部份被切斷和剪接，放入信使 RNA，走出去製造蛋白質。不走出去的部分稱爲**內含子** intron。因此，並非 DNA 全部會走出去，成爲蛋白質。

分子生物學的核心教條，基本上是 DNA 製造 RNA 製造蛋白質。**轉錄** transcription 是複製 DNA 成爲信使 RNA，這是通過互補配對，並在這過程中，胸腺嘧啶（T）被信使 RNA 的**尿嘧啶** uracil 取代。內含子被切斷和拋棄。外顯子經剪接連在一起，然後 RNA 被**翻譯** translation 成爲**核糖體** ribosome 的蛋白質。

RNA 還有許多活動，做很多事情，實際上因爲 RNA 在這非常的生命基本過程中參與的數量，我們認爲 RNA 可能是原始基因分子，而 DNA 是在 RNA 之後演化的，然後這過程的一切是在其後發育。原因是 RNA 有很高的**突變率** mutation rate，DNA 的突變率低。但 RNA 可以是**酶** enzyme，而 DNA 不是。因此，在開始時，接近生命的開始時，RNA 既是信息存儲分子和一種酶，然後才有 DNA。

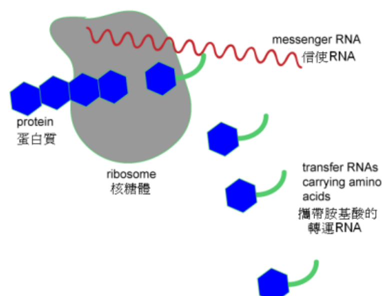


圖片是基因的結構和當 DNA 轉錄成 RNA 的整個過程。RNA 被剪接和組裝成分子，然後編碼成爲多勝肽；大型的多勝肽是一種蛋白質，會進入核糖體製造蛋白質。1965 年我坐在這房間學習信使 RNA，當時沒人見過的。這是四十年前。現在，它們是高科技基因蕊片的基礎，人們和它打交道。四十年前這是機器中的幽靈，約二十五年前已變得非常具體。

DNA 轉譯成蛋白質

信使 RNA(mRNA) 把 DNA 寫成的信息以一個或多個基因的形式從細胞核攜帶到細胞質。

轉運 RNA(tRNA) 把 mRNA 核苷酸序列的基因編碼配對適當的胺基酸；胺基酸是構成蛋白質的基本單位。



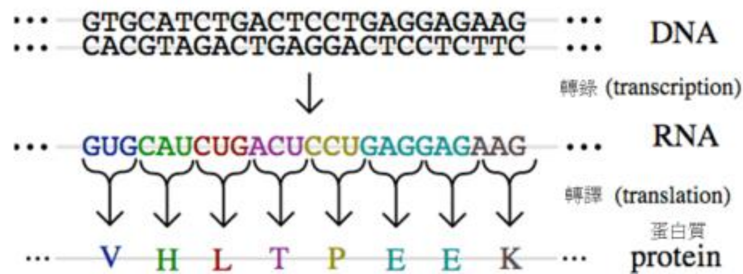
轉運 RNA(tRNA)是更小的分子，是匹配遺傳密碼的分子，位於信使 RNA 之內的特定**胺基酸** amino acid。攜帶著胺基酸的轉運 RNA 走過來，在信使 RNA 之上匹配編碼。整個過程深入核糖體，最後胺基酸結合在一起。RNA 部份成爲核糖體，另一部分成爲增長中的蛋白質鏈。[23]

轉移 RNA 實際上是翻譯裝置，執行遺傳密碼；密碼的單位爲密碼子。要用三個**核苷酸** nucleotides 定義一個胺基酸。可以想像 DNA 是密碼子序列，轉化爲 RNA，然後以三個核苷酸爲單位，RNA 得以翻譯成蛋白質。

[23] http://www.nmpdr.org/FIG/wiki/pub/FIG/MessengerRNA/RNA_Cycle.png

基因編碼

基因編碼是以三個核苷酸爲單位，稱爲「密碼子」。每密碼子代表一個胺基酸，或是「開始／停止」訊號。



RNA 分子在合成蛋白質的主要作用，證明第一個基因分子是 RNA，不是 DNA。

重複這信息：RNA 在這整個過程發揮巨大作用，有充分理由懷疑它是原來的遺傳高分子。有趣的含義：信息是由基因型流向到表現型，不會是反方向。



這是重複 August Weismann[24]在十九世紀的說法。他說**基因種系** germline（現稱基因型）與**體細胞** soma（現稱表現型）之間有區別。Weismann 在 1880 年代已經指出信息從基因流向生物，不是反方向。

含義就是後天取得的特性不會演化。換句話說，如果我有生之年得到褐色健康膚色，我的子女不會繼承這特性，因爲曬黑的信息不會返回我的基因體傳播到子女。如果我的腳有老繭，也不會傳播。如草原的長頸鹿伸長脖子以到達樹頂，從而實際增高了幾厘米，這不會傳播給下一代。



Trofim Lysenko[25]李森科是既蠱惑又腐敗的壞蛋。他聲稱後天取得的特性可以有作爲，而且很快見效。作物選擇可以在一代完成，而不是十代或一百代，因此斯大林可以把俄羅斯人民遷往西伯利亞，進佔當時沒有種植農作物的地區。李森科說：「科學上，我們可以向你保證，這些作物會生長。」

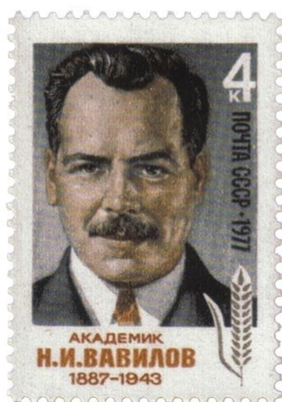
錯誤的科學導致數百萬餓死。中國共產黨受斯大林影響，毛澤東有一段時間相信這回事，在 1950 年代大躍進時期進行類似政策，中國也有數百萬人餓死。中國較容易擺脫這種不正確的壞科學，因爲它始終是俄羅斯的進口貨，比俄羅斯人更容易把它扔掉。

事實上，李森科在俄羅斯持續了相當長時間。遺傳學家譴責他，試圖告訴斯大林這是糟糕的科學，李森科安排殺死他們，他們被殺害，被處決。Nikolai Ivanovich Vavilov 於 1943 年死在集中營，他是二十世紀最偉大的演化遺傳學家。

---

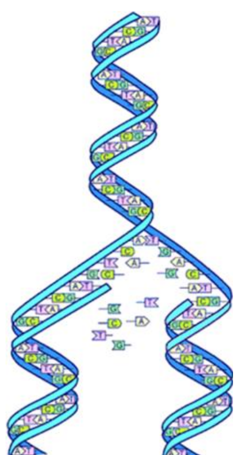
24 http://www.payer.de/fundamentalismus/fund0230.gif

25 http://www.sciencephoto.com/images/download_wm_image.html/H412299-Portrait_of_Trofim_Lysenko,_Russian_biologist-SPL.jpg?id=724120299



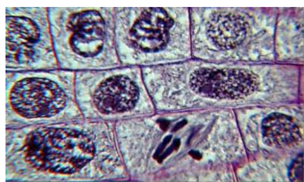
要點是遺傳學有一些重要的東西，不僅是抽象意念，而且影響科學政策，影響國際關係，以及影響農業實作支持人類人口的能力。意念有非常重要的後果，而這僅僅是大家在這門課碰到的第一個意念。

回到遺傳學。當細胞分裂時，DNA 複製，每個子細胞得到完整的複製本。這是繼承如何運作。這就是爲什麼你看起來像父母。在複製時， DNA 鏈的兩端放鬆和開放，以便在兩者之間缺口可插入核苷酸鏈。這是利用複雜的酶機器，做得非常精確。



DNA 約有十億個核苷酸，發生錯誤只有一個。人類幾乎不可能構造一個如此可靠的系統。顯然，這精密度曾經是非常重要的事情。天擇一直辛勤工作，讓那些酶如此精確。當發生錯誤，這是**突變** mutation 的來源。DNA 複製越頻繁，突變率越高。

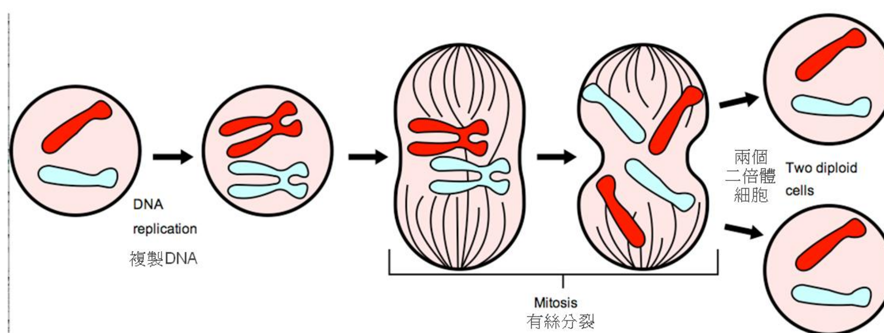
當這進行時，複製是在以下的發育過程中進行：多細胞真核生物（例如人類）或無性生殖的真核細胞；基本情況是染色體完成有絲分裂 mitosis 過程。有絲分裂，就是複製染色體，在盤子上排列，在細胞中心形成紡綞體。蛋白質在纖絲中起作用，固定在組織中心，這是細胞的兩極，附在染色體的**著絲點** centromere，把一個複製本拉入每個細胞，並然後細胞分裂。



所以這是複製如何具體發生在細胞的 DNA 層次，然後在染色體層次。這圖片拍攝洋蔥根尖細胞中染色絲分裂；這是觀察這現象的經典實驗。[26]　參考資料：動畫〈有丝分裂〉

這現象最重要的結果：如果有兩個基因，A 和 a，其對偶基因是在同一基因位點，基因的兩個版本在染色體上同一位置，有絲分裂基本上是翻一番：染色體加倍，到最後有足夠的複製本。它們在細胞中央排隊，然後在紡錘體裝置拉下 A 和 a 的複製本各一份，放入每一子細胞。

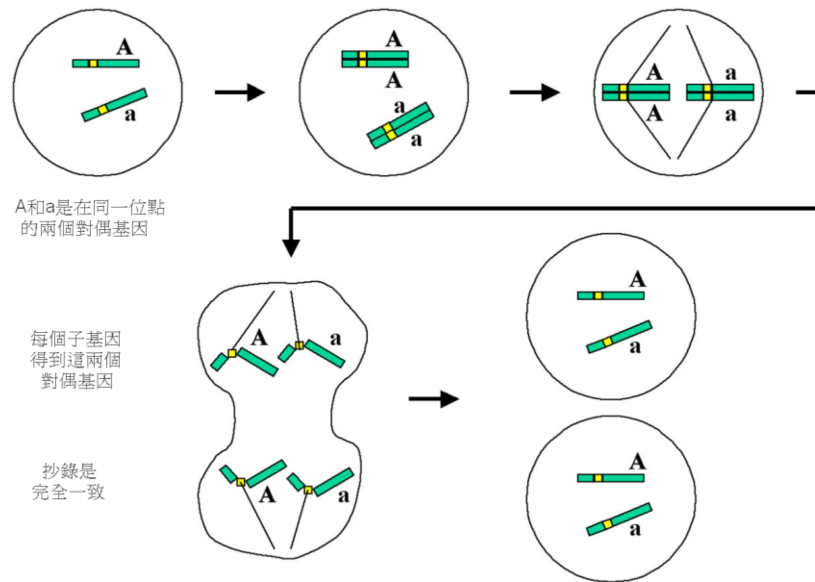
有絲分裂：兩個子細胞各得一套完整的染色體



[26] http://micro.magnet.fsu.edu/micro/gallery/mitosis/mitosis.html

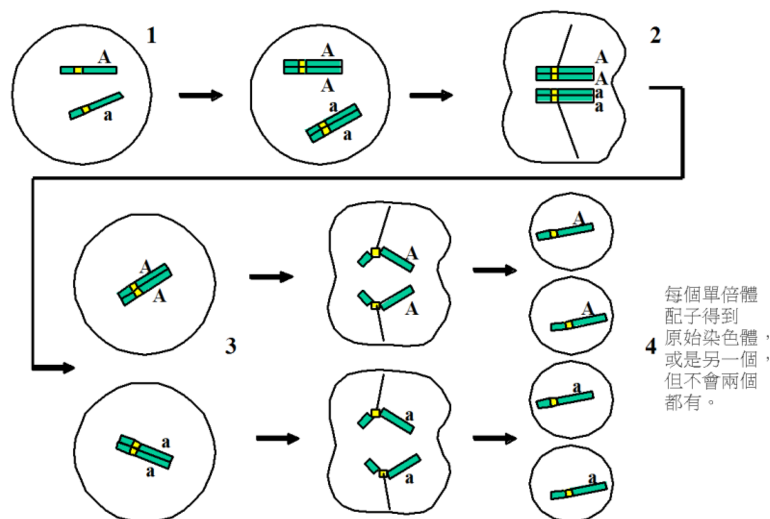
（細胞核）成熟分裂 meiosis 是什麼一回事？成熟分裂是產生配子的過程，把父母的雙倍體變成一個單倍體配子。所以這是成熟分裂。過程較爲複雜，實際上像是兩個有絲分裂貼在一個序列，但有一些額外裝置。

有一對染色體的雙倍體細胞的成熟分裂



發生的第一件事，是複製染色體，然後再複製。原先的細胞變成兩個。過程是首先複製，再複製，有序進行兩次有絲分裂以兩次減少。因此，每一單倍體配子得到一個原始染色體，或是另一個，但不會兩個都有。

成熟分裂從雙倍體細胞產生單倍體配子



這是成熟分裂的圖解。成熟分裂實際上要複雜得多，比這些枝幹圖更精確。今天課程目的主要是要記住成熟分裂採用親代雙倍體產生單倍體配子，每單倍體配子得到原始染色體，或是另一個，但不會兩個都有。

在成熟分裂時，染色體的行爲解釋遺傳模式


Gregor Mendel

1907 年，一位遺傳學家有一篇偉大的文獻是關於這個問題：染色體的行爲是否解釋孟德爾定律？是的。孟德爾第一定律：有兩個對偶基因，當基因對的兩名成員分離成爲配子，對偶基因各自進入每配子，這是孟德爾的分離定律。雜合體的 Aa 攜帶對偶基因 A，另一半攜帶對偶基因 a。

這定律可以預測後代應有什麼基因型比例，能夠發現任何偏離這基因型比例。我跳前一步來到 Punnett 方格圖。請記著分離這事實是基礎，如知道父母的樣子，可以預測後代會是什麼樣子；至少這是部分。

當兩個雜合體交配，預測下一代的基因型

如全部基因型都在表現型表達，預期比例是 1:2:1

	雄性配子 A 0.50	雄性配子 a 0.50
雌性配子 A 0.50	AA 0.25	Aa 0.25
雌性配子 a 0.50	Aa 0.25	aa 0.25

如 A 是顯性，a 是隱性，比例是 3:1

孟德爾留意到 3:1 比例，推論有顯性和隱性。

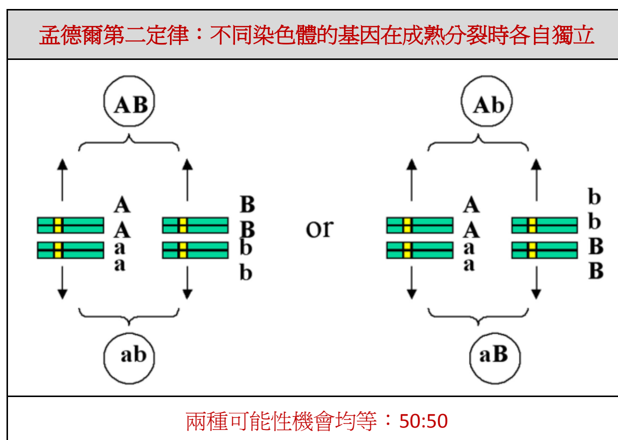
顯性：從雜合體表現型可以看出有對偶基因。

隱性：從雜合體表現型不可以看出有對偶基因。

兩個雜合體交配：雄配子有 A 或 a，而雌配子有 A 或 a。孟德爾分離定律告訴我們可以預期這些配子是同樣可能。在每種情況下，機率都是 50%。當兩者走到一起產生受精卵，長大成爲下一代，把這些機率相乘。0.5 x 0.5= 0.25，每一類型的受精卵也是同樣可能，25%。

以 A 和 a 書寫，有一個原因。如 A 是顯性，譬如是棕色眼睛；a 是隱性，譬如是藍眼睛（記住寶寶的個案），那比例就是 3:1。這是唯一正確的答案，因爲三種情況下有 A，在另一情況沒有。因此，比例是 3:1。

孟德爾觀察到雜合體下一代的 3:1 比例，令他假設有些基因是顯性，有些基因是隱性。如某基因是顯性，可以在表現型看到事實，可以看到表現型有對偶基因。如果是隱性，在雜合體的基因不會看得到。它的存在被顯性基因掩蓋。



兩種可能性機會均等：50:50

孟德爾第二定律。位於不同染色體的兩個基因，會有什麼情況？孟德爾第二定律基：在不同染色體發生的事件是相互獨立。因此，在這染色體的基因，其排列是獨立於染色體的基因。

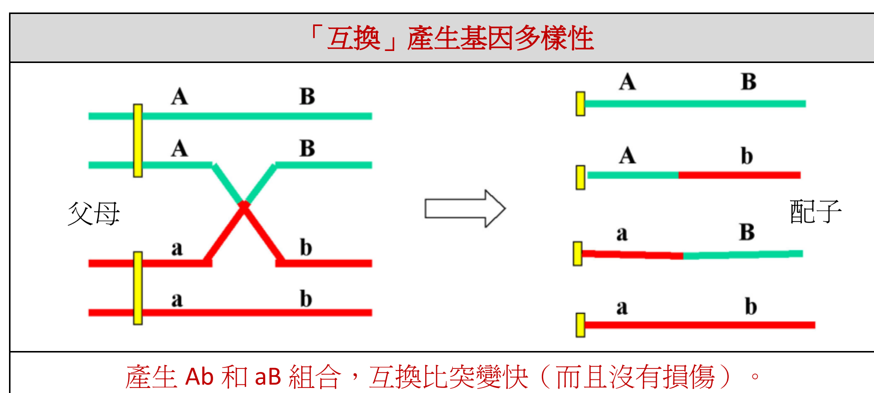
這圖片可以見到，雜合體 Aa 和 Bb 兩者已經複製。一直在重複，使它們能夠開始經歷成熟分裂的過程。下一步是要拉開它們。

我們要從每染色體提出四個配子。這種 AB 和 ab 的組合，與 Ab 和 aB 的組合機會均等。這是跟踪兩個不同染色體的基因形成配子時，有什麼事會發生。這就是孟德爾第二定律。

因此，成熟分裂能夠產生與父母基因型不同的基因型，這是有性生殖的本質。事實上，後代基因不同於父母基因型的基因型，是有性生殖的主要演化事實。

通過重組，成熟分裂產生與父母基因型不同的配子基因型

有很多不同方式可以做得到，但這即是說有性生殖產生的後代不是父母的複製本，與父母全然不同。有兩個遺傳機制做到這一點。我只說明第一個；有不同染色體的基因，各自獨立排列。若然是同一基因+染色體，就可能有互換。互換意思是在成熟分裂過程中，染色體的部分有交換，並產生新組合。像這樣。



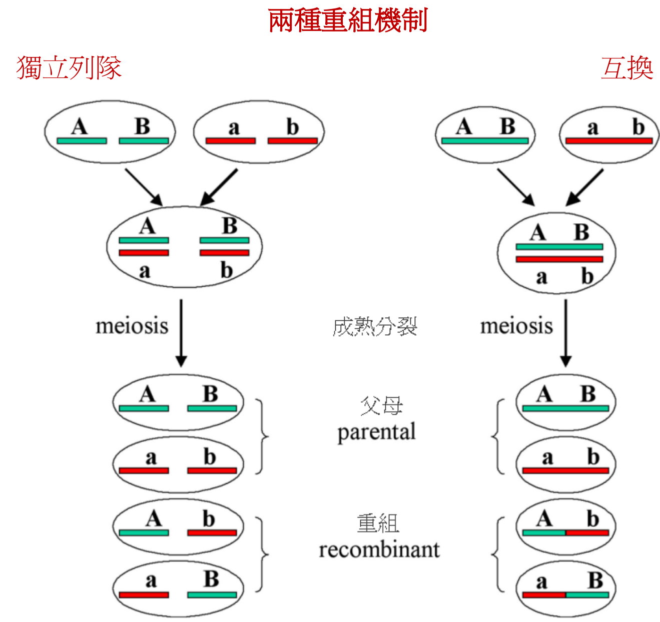
產生 Ab 和 aB 組合，互換比突變快（而且沒有損傷）。

最簡單的說明是用圖表，不是文字。製做染色體的複製本時，在成熟分裂期 I [27]列隊時，有可能會出現中斷，然後在某一點重新連結；如 DNA 序列非常相似就會這樣。因此，染色體可以中斷和重新連結，產品是不同的配子。這是互換產生的重組配子。

[27]成熟分裂進行兩次分裂，分別是成熟分裂期 I 和成熟分裂期 II 。成熟分裂期 I 的前期可分階段爲：細線期、偶線期、粗線期、雙線期。（錄自維基百科）

這些遺傳變異，每一代都有發生。估計人類基因體實際上爲了要通過成熟分裂，必須有互換事件，並認爲大概每一個人類染色體在每一代經歷一次互換事件；對大多數生物來說，這可能是真實的。因此，這些東西是持續重新組合。

重點是有兩個重組機制。基因重組，是因爲染色體被洗牌，也因爲有互換。互換在染色體內產生新組合，染色體排列在基因體內產生新組合；兩件事正在進行。



「突變」改變 DNA 序列

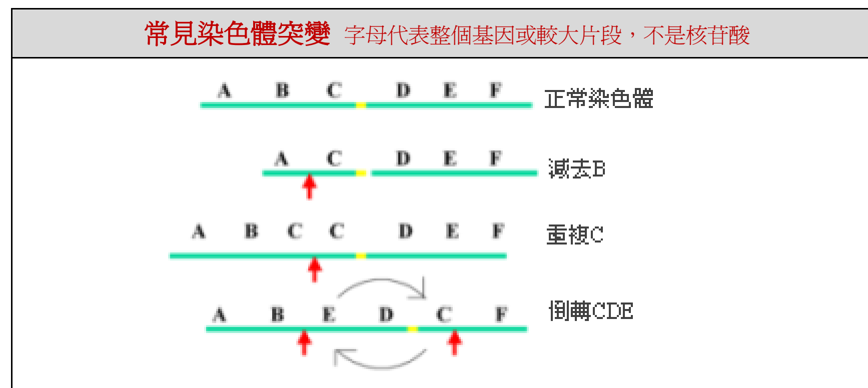
每一代也有突變，改變了 DNA 序列，一些製造有功能的基因。一些已突變的基因已經改善，許多沒有，許多有更糟糕的功能。很多是中性。種系發生的突變傳給下一代，即是會形成精子和卵子的細胞。它們有演化意義，改變在演化時間傳播的信息。

在體細胞發生的突變導致癌症。癌症是突變的過程，每一癌症是小小的演化過程，剛好發生在癌症病人的一生。

點突變：一個或多個核苷酸對的加減或取代		
ATC TAT GTA GCC AAG	原始序列	讀框移位：隨後的全部密碼子起點移位
ATC CAT GTA GCC AAG	取代一個核苷酸對	
ATC TAT GTA △CC AAG	減少一個核苷酸對；導致讀框移位	
ATC TAT △ GCC AAG	減少三個核苷酸對；讀框沒有移位	
ATC TAT GTC AGC CAA G	增加一個核苷酸對；導致讀框移位	

最後，如果生命史往後走，突變是遺傳變異的來源。因此，重要的是了解基本上是怎麼回事。一方面，我們談到點突變，只是一個核苷酸的變化，這是一種類型；點突變有許多類型。可以有取代，可以有缺失，整個密碼子缺失不會導致下游胺基酸改變。

一次過把三個核苷酸拿走，餘下的胺基酸編碼不會有任何改變。但如拿走一個或兩個，讀框會移位。因此，如果你有一個或兩個核苷酸缺失，會從這一點改變下游的一切。一兩個缺失對整個基因體的信息內容有真正的大影響。稱之爲**移碼突變** frameshift mutation。



突變也發生在更高層次。如整個基因缺失，可以有染色體突變。因此，如減去 B，希望你想像是拿出大概 3000 個核苷酸。整個基因消失，從**起始密碼子** start codon 到**終止密碼子** stop codon 的一切消失。我們可以複製基因，得到兩個複製本，或是可以反轉它們。

成熟分裂在種群層次有什麼後果？

考慮有性生育雙倍體種群的遠緣繁殖，產生單倍體配子。

集中於一個基因以兩個對偶基因出現，稱之爲 A 和 a。這發生在父母雙方。

對偶基因隨機，公平排序成爲配子，之後配子隨機合成受精卵；可以用 Punnett 圖表達。

這些是非常重要的演化過程。要複製基因，可以利用舊複製本，在新複製本創新時讓一切如常運作。因此，基因複製是非常重要。你的基因體已經完全複製兩次。在同源基因[28]中可以看到，幾課後會講解。在脊椎動物演化過程中，有兩次整個基因體被複製：一次在無頜類的盲鰻，另一次在無頜類和更高層魚類之間，這樣複製信息很可能涉及放射形和有許多有形態複雜性的一代，因爲是複製了整個圖書館。複製可以讓其中一個運行，可以讓全部運行，可以利用其他一個來創新。因此複製是重要的。

回到 John，Jill 和寶寶的問題。我提到 John 來自一個小島，人口有 1%的基因頻率。現在要考慮全體人口。

想想有一個異系繁殖，有性生殖的雙倍體人口，產生了單倍體配子；這人口規模龐大。集中在一個基因有兩個稱爲 A 和 a 的對偶基因。

[28]同源基因=同源異型基因=Hox 基因=Hox genes=homeotic genes。

雜合體 Aa 的 Punnett 圖		母（Aa）	
		配子 A	配子 a
父（Aa）	配子 A	AA	Aa
	配子 a	Aa	aa

已經有了孟德爾定律作爲依據。因此，隨機公平把對偶基因排列成爲配子，隨機把配子融入受精卵，把這列入 Punnett 圖。這是雜合體 Aa 與 Aa 交配。將這看作是種群圖，可以有任何頻率。這無需是雜合體的頻率。只能說如這種群的個體隨機交配，其中一些是純合體，一些是雜合體。

種群圖 f(A)=p, f(a)=q, p 是 0 至 1 的任何值			
		卵子種群	
		A	a
精子種群	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

有卵子種群和精子種群，A 的頻率爲 p，a 的頻率爲 q。重要的是要記住人們就是常常會搞硒的：p 和 q 可以是介於 0 和 1 的任何值，不是 50%。可以是介於 0 和 1 的任何值。在一般情況下，這些基因可能在任意不同頻率發生。

種群作爲整體，

如 A 的頻率， f(A)=p,

而 a 的頻率， f(a)=q，那麼

$p+q=1$

三個雙倍體受精卵的頻率是：

$f(AA)=p^2,$

$f(AA)=2pq,$

$f(AA)=q^2$

受精卵總頻率之和是 1，所以：

$p^2+2pq+q^2=(p+q)^2=1$

p+q 必然等於 1，因爲只有兩種可能性，而這只是頻率的定義。形成這些種類受精卵的頻率是 p^2, 2pq 和 q^2，而這些頻率相加之和是 1。這些陳述背後的假設：成熟分裂就像擲硬幣一樣的是公平，在任何特定交配中，有 50%的機率會得到這個或另一個對偶基因，即是交配是隨機的，有大種群，沒有選擇，沒有遷移。

這是生物學的理想氣體定律 ideal gas law，這些定律在物理和化學是非常有用，這一個在演化學尤其有用。它告知我們，如果這些假設成立，在每一代可以預期有這些基因型比例，沒有突變。

這是什麼意思？這即是說，如果開始的一代其頻率爲 p 和 q，然後通過那樣的交配，會得到有這樣頻率的受精卵，在下一代得到同樣的配子頻率，沒有變化。這是有趣的：強調一個指出沒有任何變化的定律。但實際上它是非常重要，因爲這即是說，在種群水平遺傳信息不會消失。基因頻率保持不變，這即是說複製了整個種群。

Hardy-Weinberg「定律」

在一代之中，配子頻率是

$f(A)=p.\ f(a)=q,$

$p+q=1$

配子一起造成受精卵，其頻率是

$f(AA)=p^2,$

$f(Aa(=2pq,$

$f(aa)=q^2$

$p^2+2pq+q^2=(p+q)^2=1$

在下一代，配子頻率是

f(A)=p, f(a)=q：沒有改變

假設情況

(1) 成熟分裂的公正程度，一如拋擲沒有弄手腳的硬幣

(2) 隨機交配

(3) 大規模種群

(4) 沒有選擇

(5) 有不同基因頻率的地方沒有遷移

(6) 沒有突變

Hardy-Weinberg 的想法

- 如滿足假設情況，每一代的基因頻率維持不變。
- 在種群層次，複製是公平和準確，一如 DNA 的情況。
- 這樣才可能有演化（基因頻率的改變），因爲這確保信息可以一代又一代積累。
- 這減少基因爲誰進入下一代而衝突。

這樣，信息可以積累。如果這是不正確，僅僅是遺傳的基本過程就會侵蝕已經積累的信息。事實證明，遺傳學和隨機交配，以及 Hardy-Weinberg 假設的整個結構，是建立在信息保留在種群層次的基礎。演化於是成爲可能。如果我們沒有保留信息，就不可以調整，會被天擇以外的過程侵蝕。

這是在整個種群水平的遺傳機制。順帶一提，這盡量減少基因之間爲爭取傳到下一代的衝突。遺傳衝突是我們以後在演化醫學和生殖生物學中更詳細研究的題目，特別有趣。



Jill



Jack



可能有問題的寶寶

回到我們的問題。Jill 和 John 生下寶寶，寶寶可能有問題。Jill 是 a 型，是隱性純合體，有兩個 a 複製本。John 可以是顯性純合體或雜合體，他有棕色眼睛。寶寶有藍色眼睛，是隱性純合體。John 應否擔心？

這是提示。以下是新資料。假設 John 的基因型是這島上的隨機抽樣，因此 aa 的頻率 q^2 是 0.01。如 q^2 是 0.01，q 是什麼？ 0.1：10%的機率。John 是雜合體的機率有多少？這需要很快接收信息。是 2pq。John 是顯性純合體的機率是 p^2; p 是 0.9；p^2 是 0.81；John 是純合體的機率有 81%。

John 應否擔心？我的意思是只是遺傳的理由，嘿？這寶寶若然是 John 的骨肉，只有一個可能性：寶寶是雜合體。2pq 是 18%，p^2 是 81%。我提出這個有人性內容的問題，可以用今天學會的遺傳學和概念回答。

這 81%是否意味著不是，不可能是，還是機率高於不可能是？如 John 其實是純合體，寶寶不可能是他的骨肉，除非他的基因可能有突變，從褐色變成藍色，並可能找到辦法走入懷孕寶寶的精子，這種情況發生的機率約爲 10^{-9}。看看你能否解釋。下一講：適應性演化。

第三講：適應性演化：天擇

今天談論適應性演化，這即是說今天談到的全是關於不同類型的天擇，也是關於演化生物學家用來描述選擇的詞彙。這是關於演化的速度，爲何演化時快時慢，也是關於選擇發生的不同情況。因此又會稍爲討論有性生殖選擇，以及種群和物種選擇等等。我今天提到的這些事情，將會一次又一次重提。因此，這只是處理這課程的部份知識工具包。

- ▪適應性：由天擇主導。
  - ○中性：由漂變主導。
  - ○適應不良：受限於種群結構和基因流：源 sources 和匯 sinks。
- ▪適應性演化不是關乎活命；是關乎生殖成功。
- ▪有兩個過程尤其說得清楚。
  - ○爲交配成功的性擇，以及老年化的演化。
- ▪當選擇是強勁，演化可以很快；對選擇有回應的種群有許多基因變異。
  - ○三個例子：抗生素耐藥性，千里達孔雀魚，魚群對被捕的反應。
- ▪演化發生可以是如此的快，因而改變物種生態特徵的時間比例是一如生態動力。
  - ○但不是必然如此，生態系統的不同物種在這方面的行爲頗爲不同。
- ▪演化速率是以 Haldane 計量：每一代的標準誤差。
  - ○誰是 Haldane？
  - ○什麼是標準誤差？
- ▪真的很快：孔雀魚斑點，Galapagos 朱雀體重：0.75 haldane。
  - ○一萬年內，朱雀可以變爲 16 磅重的火雞。
- ▪真的很慢：停滯，活化石，例如棘腔魚，石松。
- ▪選擇的種類
  - ○定向，穩定性和破壞性擇。
  - ○天擇與性擇。
- ▪兩類型的性擇：單性之內和兩性之間。
- ▪頻率依賴的選擇：罕見和常見的優勢
  - ○兩個常見例子：性比例和宿主／病原體互動。
- ▪兩條問題：
  - ○如定向選擇長期持續，Galapagos 朱雀的體重會變成怎樣？一萬年後會否變成火雞？
  - ○如何解釋有些物種似乎在數百萬年的長時期沒有改變？

演化可以具適應性，在這種情況是由天擇所推動和形成；演化也可以是中性，在這情況漂變佔主導地位；演化也可以是適應不良。因此，演化並非只生產運行無誤的東西。演化也產生可能出錯的東西，有時演化只是左右徘徊。

適應性演化 adaptive evolution 並不是關乎「最適者生存 the survival of the fittest」。這是 Herbert Spencer 在十九世紀發明的短語，保質期長，但這是錯的。適應演化是關於生殖成功的設計，是關乎有多少子孫，關乎是否做得比種群其他成員更好。這總是相對的。

天擇就像和尚和徒弟的故事。他們被老虎襲擊，徒弟對師傅說：「師傅啊，我們要死了，我們不可能跑得比老虎快。」和尚說：「不，我只要跑得比你快。」選擇總是相對的，總是視乎當時種群的**生殖成功** reproductive success 情況。

演化有兩個困惑的問題。其一是如**定向選擇** directional selection 持續很長時間，會發生什麼事？是否可以持續？如定向選擇停止，爲何停止？另一問題是如何解釋即使演化真的可以非常快，有時候事物經過億萬年都沒有改變？

兩種情況都真的出現：不是很長時間或是非常快。速度驚人的是抗生素耐藥性。這是奇怪和和驚人的文化事實：在美國，人們在電視和報章談論抗生素耐藥性，他們幾乎沒有提到「演化」這個詞。他們說：出現或發展。事實上，這是快速演化的典範。

天擇的例子：抗生素耐藥性						
在醫院取得耐藥性				結核桿菌 ————>		結核病（肺癆）
				腸球菌 ————>		
金黃色釀膿葡萄球菌————————>						手術後感染
1950 年代	1960 年代	1970 年代	1980 年代	1990 年代		
在社區取得耐藥性			肺炎鏈球菌 ———>			腦膜炎
		傷寒沙門氏菌 ————————>				傷寒
	流感嗜血桿菌 ————————>					腦膜炎
		淋病雙球菌 ————————>				淋病
		沙門氏菌————————>				食物中毒
	痢疾志賀氏菌————————>					腹瀉
	志賀氏桿菌————————>					腹瀉

以上是一些疾病演化產生抗生素耐藥性的年份。如果開發新藥物，2009 年在英國使用，抗藥性菌株會演化，六個月內進駐英國醫院，兩年內香港醫院會見到這些抗藥性菌株。細菌隨著人們在地球走動而環繞地球。製藥業面對共同演化的軍備競賽，試圖跟上演化有抗藥性的細菌，我們逐漸在軍備競賽中敗下陣來。

報章報導有多重抗藥性的**金黃色葡萄球菌** staphylococcus aureus，這開始在社區出現。這不只是局限在醫院的急救病房和重症監護室，它開始蔓延。如果黃色葡萄球菌習染了對**萬古黴素** vancomycin 的抗藥性（萬古黴素是對抗這病菌的最後防線之一），外科醫生很難有信心病人不會在手術後死亡。這是嚴肅的事情。

大多數有抗藥性的細菌生活在醫院，因爲那裡使用最多抗生素，在美國每年約有二百萬人在醫院感染，據估計約九萬人入院時沒有細菌感染，入院後死於細菌感染。這看起來是嚴重低估，因爲這是官方報告；如檢查醫院向保險業索償的金額，大約是 10 倍以上。

相比之下，2005 年在美國死於愛滋病的人數有 17,000，流感 37,000 和乳腺癌 40,000；把這些數據倍大至全球層面，可以看出抗生素耐藥性的演化是相當嚴重的問題。四年前，美國的經濟負擔已經是八百億美元，這是強勁的定向天擇導致的問題，引發了迅速的演化反應。以下幾張投影片談論我認爲定向和迅速是什麼意思。

你體內有正常大小的細菌種群，我給你處方一種抗生素；極有可能你不會正確使用抗生素治療，在一兩星期內體內會有抗藥性細菌。緊記完成抗生素療程，不要中途停止，要殺死全部細菌。

有一個很好的例子是大自然魚類在生態時間中的快速演化。這是在 1970 和 80 年代積累的一連串案例，說明演化並非只是關於恐龍，以及數百萬年，緩慢持續的變化。男性膚色，女士有多少子女，孩子成長有多快等事物的演化；各種生態和行爲的重要特性，可以發生得相當快。

自然生態的快速演化實驗：千里達的孔雀魚

- 生命史性狀對捕食行爲改變有快速反應（孔雀魚遷到沒有捕食者的河溪）。
  - 最快速的演化速率是以生命早期表達的性狀來計量。
  - 捕食行爲增加，孔雀魚更早成熟，產下更多和體積較小的後裔；雄魚顏色不如前鮮豔和更爲謹慎。
  - 在不夠五十世代（十一年），10-30%有改變。


雄性孔雀魚


雌性孔雀魚


孔雀龍


長矛鱂

這是通過孔雀魚與捕食者相互作用的實驗，由 David Reznick 在千里達進行。千里達的地勢是島嶼北端有山脈，無數小溪在山脈匯集成河，沿著瀑布傾瀉而下。

溪水沿瀑布而下，防止捕食者進入瀑布以上的區域，瀑布之上一些地區根本沒有魚。Reznick 把已經演化很長時間的魚和瀑布之下的捕食者一起放在瀑布之上的區域，他重複這做法。這是不錯的系統。那裡有很多河流。可以重複四五次，以確保這是一致的模式。

結果是這樣的。生命史性狀（出生時體積有多大，什麼時候成熟和體積有多大，子女數目，壽命）全都迅速演化。因此，它們迅速反應。最快的演化速度是以在生命早期發生的事情來計量：第一次孵生的嬰兒數目，體積和長大的速度，一切都改變得很快。

基本的模式是這樣的。如孔雀魚活在高捕食系統，它們早熟，有更多體積較小的後代，壽命較短；是與老齡化演化有關：爲何變老和死亡。雄魚不再那樣多姿多彩，更爲謹慎。

孔雀魚求愛通常是相當花心思。雄魚顏色鮮豔，有精心的表演，在雌魚前跳舞，前後擺動魚鰭，然後衝前嘗試交配。雌魚較喜歡有鮮橙色斑點的雄魚。明亮的橙色斑點最初可能是雄魚善於捕捉甲殼類動物的直接指標，因爲甲殼類動物有類胡蘿蔔素。孔雀魚捕捉端腳類和小蝦這些食物，然後重新處理化學物質以製成橙色。這特點表明這雄魚是優秀的覓食者，得到雌魚垂青，生下的小魚也會善於捕捉食物。

然而，雄魚在雌魚前跳舞，成爲孔雀龍的方便快餐。稍後講座討論性擇涉及交配成功和生存的取捨。這些傢伙在瘋狂表演以爭取交配成功，卻要冒險被捕食者一口咬住；倖存下來的是簡化了表演行爲的雄魚。這一切都發生得相當快。

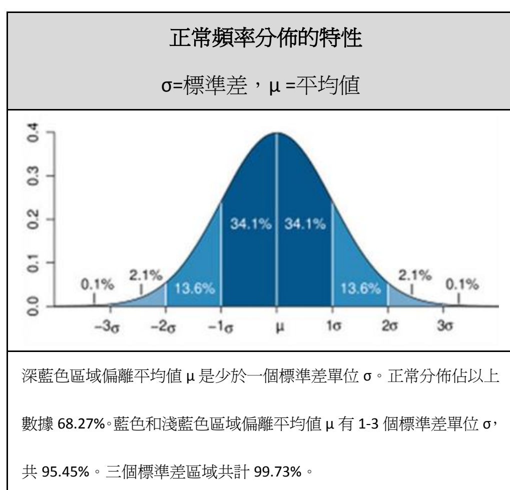
演化的速率

如何計量？這一點有一些爭議，目前首選的計量單位是 Haldane[29]，一個 Haldane(H)是種群平均值改變，以每一代有一個標準差計算。以下討論什麼是標準差，以及誰是 Haldane。



John Burdon Sanderson Haldane 的父親是海軍上將，在第一次世界大戰指揮英國海軍。Haldane 是出色的博學之士，操流利希臘語和拉丁語，通曉數學和生物學，爲生物化學，生命起源以及種群遺傳學的研究奠下基礎。多年來，他是倫敦大學的教授。他是共產黨員和社會主義者，社會的改革者。他熱愛蘇聯，後來發現 1950 年代勞改營的慘事，變得痛苦失望。

他得到腸癌之後從倫敦的職位退休，在印度找到教職，在他於 1962 年過世前，在印度教授了整整一代的人口遺傳學家。他是非常有趣的傢伙，閱讀關於 J.B.S. Haldane 的著作，可以知道科學對社會的影響。傳記的書名就是簡單的 *J.B.S.*。



正常頻率分佈的特性

σ=標準差，μ =平均值

深藍色區域偏離平均值 μ 是少於一個標準差單位 σ。正常分佈佔以上數據 68.27%。藍色和淺藍色區域偏離平均值 μ 有 1-3 個標準差單位 σ，共 95.45%。三個標準差區域共計 99.73%。

這是標準差 standard deviation，是實證觀察，輔以數理統計的基本定理，稱爲**中心極限定理** Central Limit Theorem；種群分佈大多看起來是鐘形曲線，稱爲**正常分配** normal distribution，由 Gauss 正規化，也稱爲高斯分佈。曲線的形狀和伸延基本上由標準差計量。

中心的平均值和分佈，理論上是對稱，在實踐中是準對稱，伸延的程度是以標準差的單位計量。在一個標準差之內，左右兩邊各有觀察種群 34.1%，或兩者共 68.2%。

取種群的平均值（假設這是體重，可能是 10 克的體重），如標準差是 2 克，演化速度是 1 個 Haldane，這意味著下一代的種群平均值不是 10 克，而是 12 克。這就是 Haldane 的意思。

---

[29] Haldane 有音譯爲「霍爾丹」，沒有意思。

一些已計量的 haldane 值。

以 haldane 計量的一些演化速率

快速

千里達孔雀魚：斑點數量 +0.74，斑點面積 +0.68

Galapagos 朱雀：體重(1976-78) +0.71，體重(1984-87) 0.38

緩慢

夏威夷蜜旋木雀：下頜長度 0.003

哥倫比亞河紅鮭魚：遷徙時間 0.007

千里達的孔雀魚演化非常快，橙色斑點區域的斑點數量增加得很快；沒有捕食者，顏色鮮豔再也沒有風險，而雌魚喜歡，所以顏色鮮豔有好處，斑點數量增加得很快，增加速度約是 0.7 haldane。

在 Galapagos 群島，Peter 和 Rosemary Grant 研究朱雀，他們研究厄爾尼諾現象。厄爾尼諾現象是強大的選擇性事件，因此每十年左右 Galapagos 朱雀有一次強烈的選擇性事件。在厄爾尼諾期間，朱雀體重約以 0.7 haldane 演化，變得越來越大。在其他年份，他們變得越來越小。朱雀體重有波動，有漲有跌，取決於 Galapagos 的厄爾尼諾條件。

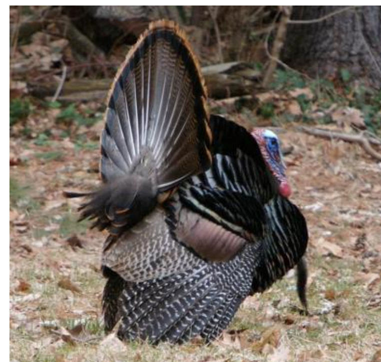
有很多演化速度較慢的測量數據，例如，自 19 世紀後期以來競爭對手滅絕，倖存的夏威夷蜜旋木雀 I'iwi 一直在演化較短的鳥喙，這是非常緩慢的演化。因爲人類漁業的影響，哥倫比亞河鮭魚已經在改變遷徙的時間。

在人類捕魚的壓力下，地球的魚類種群都在演化。大多數魚類的體型越來越小。許多魚種正在崩潰。這導致哥倫比亞河鮭魚改變在年中沿河而上的時間。這也是因爲建設哥倫比亞大壩。這是人爲造成的選擇過程。這些速度都是相當緩慢。

想想這些速率和演化時間，以上所說的有什麼意義？Galapagos 朱雀重約 25 克，大小一如常見的麻雀。在厄爾尼諾現象時，以每年 0.5 克演化。如厄爾尼諾情況持續到永遠，情況會是如何？假如不是南方振蕩在推動 Galapagos 的降雨模式，情況會是如何？如果 Galapagos 只是很長一段時間保持溫暖和潮濕，情況會是如何？這會產定向性擇，如果持續一百年，25 克的朱雀會變爲 75 克。朱雀變成小知更鳥。如果持續一萬年，朱雀變成火雞。



>>>一萬年>>>



強勁的定向選擇不能持久以取得強勁回應。像火雞那樣大的朱雀不會在朱雀的棲息地活得很好。它們生活的地方，可以在灌木叢周圍跳躍。它們生活的環境，有時很難找到食物。我一直在觀察

在 Hamden 我家花園附近生活的火雞。隨著冬季來臨，變得很冷，火雞試圖爬上湖邊的樹挑食漿果。火雞是非常笨拙。

如果朱雀維持強勁的定向選擇，會發生什麼事？如人類有強烈的定向選擇去增加體重，會發生什麼事？如果我們從 50 至 80 公斤的靈長類動物變爲 3 噸重的靈長類動物，會發生什麼事？這樣可以維持多久？

化石記錄的最快演化速度是當大象走上地中海的島嶼，從十二噸重的大象變成聖伯納德犬的體形。它們不用十萬年就做到。這是因爲食物有限，又不再受捕食者的壓力。

這過程可以走多遠？我們描述的是迅速變化。朱雀變化得非常快。孔雀魚變化得非常快。大象變化得非常快。但看看整個演化時間有億萬年，事物的體重保持在相當狹窄的範圍。爲什麼是這樣？看看微演化率，要提一提這方面有很好的文獻。如果你對速率有興趣，這是很好的論文題目。有許多計量，有許多關於原因的爭論。

微演化率

速率有快有慢。最快的是朱雀和千里達的孔雀魚。夏威夷食蚊魚和夏威夷蜜旋木雀也有很多速率計量。有許多可用的估算。有趣的是，測量速率的時間較短，最高速率就越大。如測量兩個相隔幾百年或數代的種群，速率一般比較緩慢。如專注只看短暫的時間，速率可以是非常快。

爲何會如此？爲何測量較短時間，速率會較快？如測量短時期的速率，有時速率更快。如測量長時期的速率，速率較慢。

許多在 1970, 80 和 90 年代研究工作的經驗：如種群規模大而選擇強烈，演化會是非常快。原因是有種群已經有大量的遺傳變異，對選擇有潛在的大反應。小種群沒有這麼多遺傳變異。即使選擇可能是強烈，反應不會是這麼好。

在較短時段測量速率，最高速率會較高。這是爲何 Galapagos 朱雀變成火雞，然後火雞變成鴕鳥，然後鴕鳥變成大恐鳥，然後大恐鳥變成暴龍。把事物朝任何定向推得夠遠，有內部過程把定向選擇轉變成穩定化選擇[30]。這些是權衡取捨，是性狀之間的聯繫。

如果朱雀變得龐大，雖然可能有所得益，例如捕食能力，但放棄了機動性。如果大象變得細小，到了某一時刻就不能夠與其他大象爭奪食物供應，即使沒有其他捕食者。涉及權衡取捨時，生物體內有各種生物力學的聯繫。

生物的聯繫和妥協是捆綁在一起，每一次要改變一個性狀，就有一個副產品，其他性狀就有隱含的選擇在進行。所以，雖然可能在這一方面有好處，在另一方面要付出代價。

[30]譯註：天擇有三方面：定向選擇、穩定化選擇和分裂選擇。

在這講座見到最明顯的例子是孔雀魚。如雄性孔雀魚演化成爲鮮豔和優秀的舞蹈家，迷倒雌魚熱愛和他交配，他會被捕食者殺死。這是我們可以想像最直接和殘酷的取捨。但這些都時時刻刻在任何地方發生，有一些是非常微妙。

活化石



石松，四億二千萬年前



矛尾魚，一億四千萬年前

爲什麼性狀演變速度有時非常快，有時很慢？這是石松的圖片。要是我在春天帶你去到康涅狄格州的樹林，會看到四處都是石松。你坐上時間機器，回到四億年前，看起來也不會有任何不同。

矛尾魚生活在科摩羅群島位於南非馬拉維和馬達加斯加之間。進入研究潛艇，在夜間沿著島嶼的火山岩斜坡向下航行至深度 300 至 600 英尺，就會發現矛尾魚在水中游弋。它們白天躲在洞穴，晚上來到海洋的中水域，顯然這是它們一億五千萬年的習性，沒有任何改變。

矛尾魚的卵子有橙的大小。矛尾魚是非常有效的伏擊捕食者，四周漂遊，利用大型的真空抽吸裝置把食物吸進口裡。這是魚類捕食的普遍方式。它們是活化石。爲何它們沒有改變？




[31]


[32]

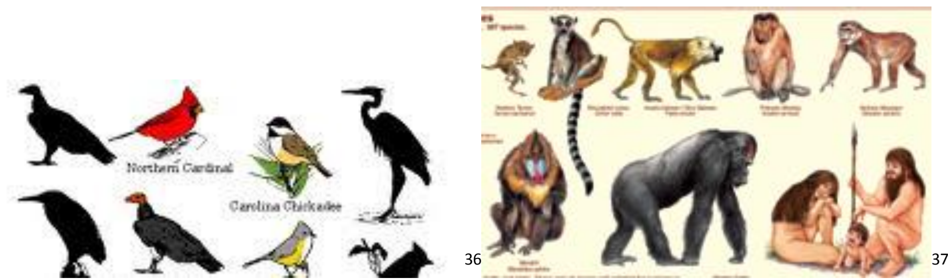

[33]

看看這些老東西的親人有什麼遭遇。石松當時的親屬像它一樣，現在已經變成紅木樹，蘭花，麥田；你能想到的，這些傢伙看上去仍然相同。


[34]


[35]

[31] http://www.mccullagh.org/db9/10d-13/muir-woods-redwood-tree-2.jpg
[32] http://gardening.resourcesforattorneys.com/images/orchid_care.jpg
[33] http://www.microsour.com/images/wheat_history_1.jpg



[36] [37]

矛尾魚的親戚此後已經變成槍魚、爬行動物、鳥類，哺乳動物，但它沒有改變。

因此要理解兩件事情。要了解演化如何進行得很快：抗生素耐藥性，孔雀魚，朱雀等；爲何有時很慢。

一種可信解釋這些傢伙至今沒有改變，是它們擅長於總是能夠找到同一樣的環境，使它們永遠不會面對改變。如生活的環境在地球各處移動，它們追踪而至。但這不是唯一的解釋。

要記得在一億四千萬年前到現在，地球經歷了巨大的隕石撞擊，恐龍滅絕。在白堊紀結束時有大事發生，矛尾魚只是四周巡航，至今沒有太大改變。以上的論點實際上可能最適用於海洋無脊椎動物，其幼體可以在數千公里海洋遊走散落。


[38]

[39]

[40]

事實上，研究海洋無脊椎動物的幼體：蠕蟲，藤壺，文蛤等等，從它們的行爲得知，它們想定居的地方是本身物種已經成功長大爲成體的地方，非常謹慎用嗅覺找出這就是定居之所。幼體選擇的棲息地，就是成體通過天擇所選擇。這即是說它們自行管理，在數百萬年產生穩定化選擇。

[34] http://www.alltackle.com/striped_marlin_II.JPG
[35] http://howtotakecareofreptiles.com/images/reptiles.jpg
[36] www.-tpwd.-state.-tx.-us/-kids/-fun_stuff/-matching/-bird_match.-phtml
[37] http://www.astronomers.net/gs4-lifescience/images/thumb-mammal_posters.jpg
[38] http://s.ngm.com/2007/02/hawaiian-worms/img/marine-worm-615.jpg
[39] http://cartinafinland.fi/en/imagebank/image/45/45463/Barnacle+-+Balanus+improvisus+45463.jpg
[40] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/ea/Tridacna_squamosa_(Giant_clam)_Timor.jpg



矛尾魚做了同樣的事情，長期以來一直生活在 300 至 1000 英尺海底火山兩旁的熔岩管，這棲息環境一直存在。對此是否有另一解釋？剛才的是外在解釋，借助棲息地的各方面以及天擇應用於生物。是否有內在的解釋？[41]

我懷疑缺乏突變是有史以來事物沒有改變的原因。例如相比你的父母，你體內有 4.6 是新的。

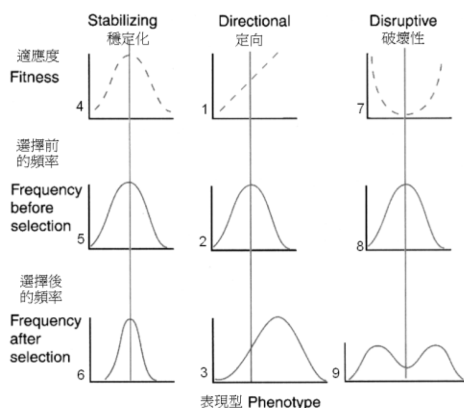
有一派學說指出這種事情是因爲發育的限制；發育制約生物，使他們不能在某方面演化。對軀體規劃 body plan 的某些主要性狀，這說法是成立的；這些在發育早期已經確定，又涉及組織的關係和同類的事情，顯然很難改變。但對於這些生物的一些較細微的細節，學說就不是那麼可信。

我認爲實際的解釋可能是這些論點的混合。可能有種系或發育的制約因素。發生在很久以前的事情，建成生物體的方式，是很難改變，這一切一直在制約可以更迅速改變的事物。你談到這一點，這有很多和有爭議的文獻。

選擇的類型

又一次建立詞彙，天擇有很多不同口味。我們可以談定向，穩定和破壞性擇；另一層面是天擇和性擇，頻率依賴選擇；然後是選擇影響個體，親系，種群和物種。這是把選擇蛋糕依不同方向切割，事實上是同一東西。

定向選擇會使 Galapagos 朱雀變成火雞，適應度的坡度是線性。這即生物的適應度這邊低那邊高（小圖 1），天擇會選擇高適應度，例如選擇更大的東西：體重從正常分佈向右移動（小圖 3）。



剛才已引述穩定化選擇來爭辯矛尾魚沒有改變。它棲息的地方很適合矛尾魚，而天擇是排斥不像矛尾魚的東西，不論是較大或較小，或不同形狀的魚鰭等等。因此，它傾向保持不變。

這即是說選擇是根據種群的平均值，捨棄極端值（小圖 4-6）。在座那一位不夠五呎五吋，那一位是高過六呎一吋？請舉手。如人的高度有穩定化選擇，你們不會有孫子。請其他的人舉手。你們成功了。這是穩定化選擇，以平均值來選擇，排斥極端值。大家要爲這不是人類的唯一選擇而高興。

破壞性選擇是排斥平均值而選擇極端值。鐘形曲線是這樣（小圖 8），淘汰平均值，然後下一代會把它推成這樣（小圖 9）。

[41] http://comenius.susqu.edu/BI/202/Animals/DEUTEROSTOMES/CRANIATA/OSTEICHTHYES/latimeria_vv.jpg

如要尋找例子，強勁的定向選擇會產生非常迅速的演化。從抗生素耐藥性和孔雀魚可以看到。這不能持續，通常會轉換成穩定化選擇。破壞性擇在歷史上導致類似外形的配子轉換成頗爲不同的配子。

在十億年前，卵子和精子初始時已涉及破壞性選擇，也可能影響同域物種形成。破壞性選擇是利用有某平均值的種群，把它分成兩半，變成兩個不同的東西。

天擇和性擇

天擇和性擇 sexual selection。我們已提到孔雀魚的性擇。性擇最典型的例子是孔雀尾巴，啓發達爾文想出這概念。他說：「看看孔雀。從生存的觀點來看，雄孔雀沒有任何理由要這樣的顏色鮮豔，有這麼大的尾巴，並且有左右舞蹈，揮舞尾巴這種完全迷人的行爲。」


[42]

看看天堂鳥，不可思議的不是天堂鳥的羽毛，而是它如何利用羽毛。天堂鳥用羽毛跳扇子舞，跳倫巴舞，擺動和搖滾樂。它所有這些行爲都是危險的，因爲在表演時可能被捕食者吃掉。



事實上，孔雀是被老虎吃掉，或是說老虎幾乎在印度滅絕前吃掉孔雀；在印度老虎只餘下幾百頭，西伯利亞虎現在西伯利亞受到威脅。但傳統上，老虎吃孔雀。真的是這樣。因此，表演行爲是危險的。雄性所作所爲，是爲了交配成功而犧牲存活的機會。它是雌性喜好的受害者。

性擇

性擇 sexual selection 是天擇的組成部分。天擇是關於生殖成功的變異，通過交配，存活和其他事情以實現生殖成功。這是天擇的組成部分。權衡涉及生存與交配的取捨。

[42] http://i.pbase.com/u34/r53lanc/upload/37557333.Wilsons_BOP.jpg

這是由兩件事推動。性內競爭：雄性互相競爭以爭取雌性，或是雌性密謀對付對手以爭取雄性；這些過程其中一個可能要比另一個多花心思。性外競爭：另一推動力是選擇異性配偶。有整整一課會談到性擇。

雄性或雌性擇配偶有幾個標準。一個是直接好處。雌鳥會猜度：「哦，那男生佔領很好的地盤，有很多食物，我可以生很多小孩在那裡長大，我會去住在那地盤。」這是直接好處。

或是：「天呀，他是不是很性感？如果我與他搭檔，我的兒子也會是性感。」這就是所謂性感兒子假說 sexy-son hypothesis，實際上它似乎推動一些較爲奢侈的表演，孔雀尾巴的演化可能是因此而來。

第三個假設是「“哦，他有抗病能力，他恰好有一種可以在外部檢測的形態，這告訴我他有抗病能力。這種能力得來不易，有抗病能力的男生才有發育能力產生這能力。」

這涉及有趣的原則：誠實的信號得來不易。如果抗病能力得來不易，可以利用信號宣傳抗病能力，那麼可能演化成爲讓女性留意的偏愛。

稍後詳細討論，但即時可以見到如信號不是得來不易，作弊者可以侵入，只要有作弊行爲，女性偏好會削弱，因爲有這偏好不會任何好處；被欺騙了太多次了。

性感兒子假說似乎暗示母親有要付出頗高代價的心理。我們覺得是美麗的東西，明顯也受到雌鳥和採花蜜蜂歡迎，這是否很有趣？這即是說選擇是有一套天生喜好。這並不必然意味著有意識，這似是演化而來。

頻率依賴的選擇

頻率依賴的選擇是另一種選擇，這情況發生於做一件事的優勢是取決於種群其他成員在做什麼。有一些經典的例子。一個是傳統的 50:50 性別比例，另一個是免疫基因的遺傳多樣性。我只談談免疫基因的遺傳多樣性，稍後討論性別分配理論時會談到性比例。

假設你有抵抗某種疾病的基因，因此你的後代存活得更好，你有更多孫子；這基因在種群中傳播，直到最後大部分人都有抗病能力。疾病也在選擇，弄出一個變種可以克服這些抗病力；當變種出現時，會蔓延至成爲常見疾病，而變種引發的選擇會導致宿主種群中有同樣的事情發生，來來回回。

一些事情變得更頻繁，就更容易受到強烈負面選擇影響；頻率較低時，較少機會被選中，因爲罕見的事情不是很好的資源，頻繁的事物才是好資源。情況就是現在理解爲宿主和病原體之間的毒性與抵抗力的慣見擺動。

人類免疫系統最有趣的事情，其一是抵抗病原體的組織相容性複合體(MHC)，人類的 MHC 是白細胞抗原體(HLA)，比任何基因有最高的遺傳多樣性。它看起來像變種，罕見的變種，一次又一

次被選中。每一次有一些東西變得頻繁，就變得毫無用處，改而選擇另一種罕見的，最終在種群中建立龐大的變種供應庫。這原則在脊椎動物免疫系統作出選擇時具有相當作用。

群體和物種選擇

群體選擇 group selection 和**物種選擇** species selection。討論「行爲」時再探討這題目。群體選擇的例子是一群鷓鴣深秋在蘇格蘭聚集。它們環顧四周，發現蘇格蘭深秋有數目眾多的鷓鴣，它們認爲：「哦，有太多的鷓鴣。我們要減少繁殖，使種群不致滅絕。」這是群體選擇的例子。這是行不通的，因爲自私鷓鴣坐在角落，看著這些傢伙：「你們是白痴。你減少你的生殖，我要生五十個孩子。」群體選擇很容易受自私突變的影響；自私突變會入侵。

自私突變入侵，有多種原因。群體選擇不穩定。自私突變會入侵。整個群體每一次有選擇事件，基因和個體就有許多選擇事件。把群體選擇推到物種選擇，傳媒和記錄片往往指某些行爲或形態之存在，是爲了物種的好處。

這是胡說八道。行爲或形態或事物存在，不是爲了物種的好處，而是因爲個體表現優勝於其他競爭生殖成功的對手。**親緣關係樹** phylogenetic tree 有一些大規模差異的物種選擇，以龐大宏觀的規模塑造了樹的形狀。

其一是性別。幾乎全部無性生物都比較年輕，之前的祖先是有性別的。看來似乎有性生殖降低了滅絕的機率，而無性生殖更容易滅絕。所以這是物種選擇的一種類型，但不是爲了準確適應的選擇。物種選擇不可能設計脊椎動物的眼睛和大腦，以及我們在生物學所知的任何詳細，準確，複雜的機制。所有這些東西是基於個體和基因選擇。

某一物種選擇已經產生了大規模宏觀演化模式。例如，恐龍不再存在，哺乳動物主宰地球，就是一類選擇。這不會告訴你哺乳動物跑得如何快速，爲何是溫血動物等等。恐龍也是溫血動物。

總結

「選擇」有不同方法分類。每一種分類方法突出某一區別。選擇可以是強勁，反應可以是快速，但一些性狀演化非常，非常緩慢。必須牢記這兩個事實，掌握智力工具來對付這兩種情況。下一講討論中性和不適應的演化。

第四講：中性演化：遺傳漂變

今天的講座是關於中性演化。人們思考演化時，常常認為這只是天擇。事實並非如此。演化既是微觀又是宏觀。宏演化給出歷史和約束，微演化包括天擇和漂變；發育生物學包含兩者。

中性演化 neutral evolution。如基因或性狀對生殖成功沒有作用，沒有經歷天擇，情況是怎樣？實際上，有很多這樣的情況，並且是非常有用。這是基準，是測量事物的方法，提供很多歷史信息。

有三個要點。其一是成熟分裂就像公正的硬幣。基因進入成熟分裂的特定配子，其機率是 50%。第二點：種群中的中性對偶基因是如何固定，就像是放射性衰變：中性對偶基因固定時，或是看看一公克的鈾-238，兩者都無法知道哪一突變會固定或那一原子會衰變。但是因為數目眾多，在兩種情況下可以非常清楚知道在一定期限有多少事件會發生。

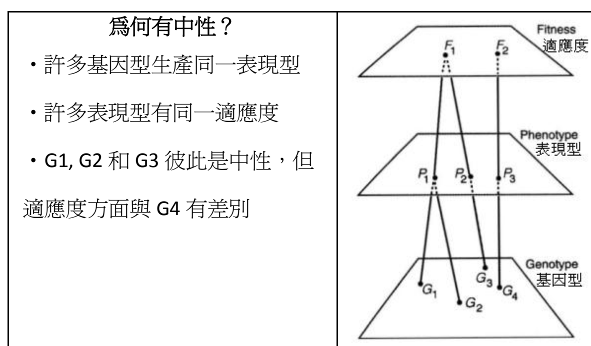
隨機事件有**大數定律** law of large numbers。如果有許多隨機事件發生，平均值是非常明確的事情。但如果只檢查一個基因體的一個核苷酸，或是一公克鈾的一個原子，就無法預測何時會變異，何時會固定，何時會衰變。

第三點：中性對偶基因經常固定，在這個穩定過程檢視特定時期的整個基因體：一萬年，十萬年，如基因體是中性，會固定容易預測，有平均數目的突變。如在基因體找到中性對偶基因，可以利用這來估計與最後共同祖先的關係和時間距離。

這講座實際上有一些有趣，頗為抽象，頗為巨大的思想。不是每個人都直覺明白隨機性。天擇顯然沒有設計我們的大腦好好處理賭場或股票市場。因此必須磨練你的直覺，理解隨機過程如何運作。

順帶一提，各位精通微積分和分析，往往覺得機率和統計的導讀有點混亂。這裡要談的是必須學會思考事物的整體種群，以及事物的分佈和頻率，而不是台球撞擊台球，或是行星被太陽的引力吸住。這是不同類型的思維。這是**種群思維** population thinking。

這講座的大綱是有關中性如何產生，希望你明白為何有些基因是機械性中性；中性，就是遺傳變異可能不會影響適應度；在某層次有變異，但不影響生殖成功；導致隨機變化的機制；以及中性對分子演化的重要性。也會簡單介紹不適應的演化，看看演化過程實際上可以導致生物不能很好適應棲息地的情況。以上一切涵蓋演化的重大可能結果：適應，中性和適應不良。



這抽象圖解釋為何有中性。想像生物有基因型空間，全部可能的基因型都在內。設想如父母的可能重組事件已產生所有可能的配子和所有可能的受精卵，就可能有各種不同方式建造你。這是為你而設的基因型空間。

許多這些基因型會產生同樣的表現型，這是因為基因體的許多基因、許多核苷酸和許多 DNA 序列，對生產出來的蛋白質不會有任何影響。還有其他的事情正在進行，我們逐一討論。許多表現型有相同的適應度。

在座有多少是來自獨生子女家庭？你們的父母全都有同樣的適應度。有多少是來自兩孩家庭？你們的父母全取有同樣的適應度。有很多這樣的情況。許多表現型有相同的適應度，意思只是在任何種群，很多生物全都有兩個子女，或全都有三個子女或類似情況。兩個子女的級別全都有相同的適應度。

然後看看圖片的中間空間，在某一環境內測量，G1，G2 和 G3 彼此是中性，但它們不同於 G4。有很多遺傳變異是中性，有各種原因。以下略述其中一些原因。

為何基因變異不是必然產生適應度變異？有四個原因。

1. DNA 序列的一些突變是同義，即是不改變蛋白質內編碼的任何胺基酸。

為何基因變異不是必然產生適應度變異：1.同義取代

第二個鹼基	第一個鹼基 U	第一個鹼基 C	第一個鹼基 A	第一個鹼基 G	第三個鹼基
U	UUU 苯丙胺酸	UCU 絲胺酸	UAU 酪胺酸	UGU 半胱胺酸	U
	UUC 苯丙胺酸	UCC 絲胺酸	UAC 酪胺酸	UGC 半胱胺酸	C
	UUA 亮胺酸	UCA 絲胺酸	UAA 停止	UGA 停止	A
	UUG 亮胺酸	UCG 絲胺酸	UAG 停止	UGG 色胺酸	G
C	CUU 亮胺酸	CCU 脯胺酸	CAU 組胺酸	CGU 精胺酸	U
	CUC 亮胺酸	CCC 脯胺酸	CAC 組胺酸	CGC 精胺酸	C
	CUA 亮胺酸	CCA 脯胺酸	CAA 穀氨醯胺	CGA 精胺酸	A
	CUG 亮胺酸	CCG 脯胺酸	CAG 穀氨醯胺	CGG 精胺酸	G
A	AUU 異亮胺酸	ACU 蘇胺酸	AAU 天冬醯胺	AGU 絲胺酸	U
	AUC 異亮胺酸	ACC 蘇胺酸	AAC 天冬醯胺	AGC 絲胺酸	C
	AUA 異亮胺酸	ACA 蘇胺酸	AAA 賴胺酸	AGA 精胺酸	A
	AUG 甲硫胺酸（開始）	ACG 蘇胺酸	AAG 賴胺酸	AGG 精胺酸	G
G	GUU 纈胺酸	GCU 丙胺酸	GAU 天冬胺酸	GGU 甘胺酸	U
	GUC 纈胺酸	GCC 丙胺酸	GAC 天冬胺酸	GGC 甘胺酸	C
	GUA 纈胺酸	GCA 丙胺酸	GAA 穀胺酸	GGA 甘胺酸	A
	GUG 纈胺酸	GCG 丙胺酸	GAG 穀胺酸	GGG 甘胺酸	G

非極性，脂肪族；極性，無電性；芳香族；帶正電；帶負電

這是遺傳編碼，可以看到核苷酸三聯體被翻譯成各種胺基酸。要記住的第一點，是任何特定胺基酸，例如苯丙氨酸，這裡有苯丙氨酸的兩個編碼，這是亮氨酸的六個編碼。這一組核苷酸序列的任何變化對進入蛋白質的胺基酸不會產生任何改變。他們彼此之間是中性，因為它們是同義。

通過查看正–負電荷的胺基酸，芳香胺基酸等，對同義的另一層次可以得到一些啓示。天冬氨酸和穀氨酸都是負電荷，兩者之間的替代，比諸賴氨酸替代穀氨酸，不太可能對適應度有什麼改

變。因此蛋白質是有一定水平。

2. 基因體有假基因和其他類型的非轉錄 DNA。

過去的基因複製事件產生假基因，不會製造什麼。現在可以檢視許多生物的整個基因體，會發現到處都有假基因。過去有很多基因複製，其中一些產生被選擇和使用於一些功能發育，其他的沒有被選和用到。假基因沒有被使用，通常的命運是被突變所削弱，保存的有用資料逐漸被突變破壞。如假基因停留的時間夠長，也不會被探測到，不能在被複製之前確定它們之前實在是有功能的基因。

假基因不是轉錄而來，所有核苷酸可以自由隨機分化，即是說沒有真正的編輯過程；天擇沒有偏重那一種突變。在下一代或兩代出現的可能性也不會較高。這基因已關閉，無可避免會受到侵蝕，因爲所有 DNA 序列可能有突變，如突變發生在假基因，沒有任何特別原因修復機制會特別留意假基因。

假基因不是由修復機制特別修復，天擇也不會修復。這說法適用於大量不是轉錄的 DNA。十五，二十年前發現這類型的 DNA 時，人們稱它爲「垃圾 DNA」，以爲這是沒有功能。年輕科學家當然很高興告訴老前輩，這東西其實往往有功能，通常是調控功能。有一些製造用於調控的小 RNA 分子，有些被用作位點和信號通路，並幫助調節發育。

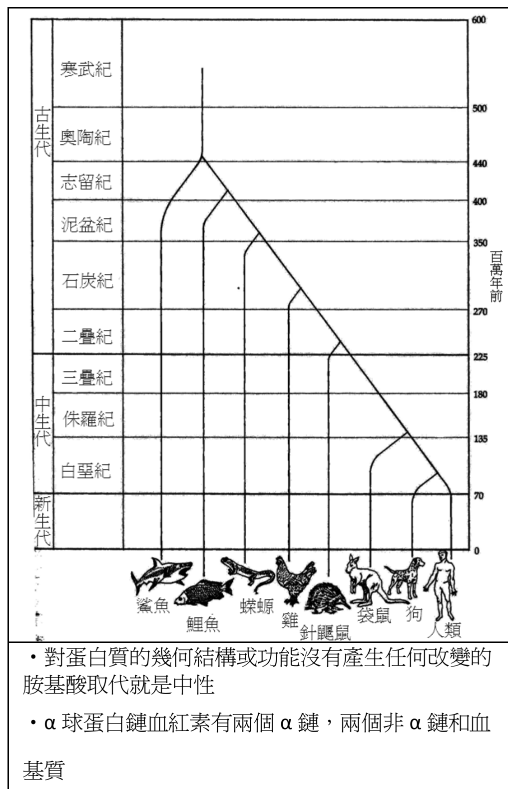
然而，有些是真正的垃圾。例如，有穩定過程讓各類病毒剪接到宿主的基因體，這是病毒適應策略的部分，賭一手黏貼在基因體多停留一些時間，然後在對己方有利，但不利宿主的時機跑出來。

然而，這是危險的戰略，因爲有時它們黏貼的基因體永遠得不到轉錄，病毒永遠走不出去。事實地球上大多數生物的基因體到處都是病毒的殘骸化石。我讀到有估計人類基因體有相當比例的病毒化石，我忘記了準確數字。當開始有大量 DNA 序列發表時，這是相當流行的。知道這一點就好了。

一些垃圾 DNA 因爲化石病毒或轉座子（跳躍基因）所在的位置永遠不會被轉錄，成爲墓地。這說法令人不舒服：你是攜帶著病毒墓地四周走動，但實在是這樣。

3. 中性胺基酸變異有多種原因。

一些胺基酸有非常相似的分子大小和電荷特性，因此如在蛋白質中取代了這些胺基酸，對蛋白質的形狀或電荷分佈沒有多大影響。如檢視整個蛋白質，通常這是頗大的物件，例如是一種酶，通常內裡的極細小空間部份有一個活躍位點，因此正好在活躍位點發生的胺基酸變電站對其功能有極大影響，然後影響可能旁及適應度；距離活躍位點甚遠的胺基酸變電站對蛋白質的功能沒有影響，即使它們有不同大小的體積或不同的電荷結構。



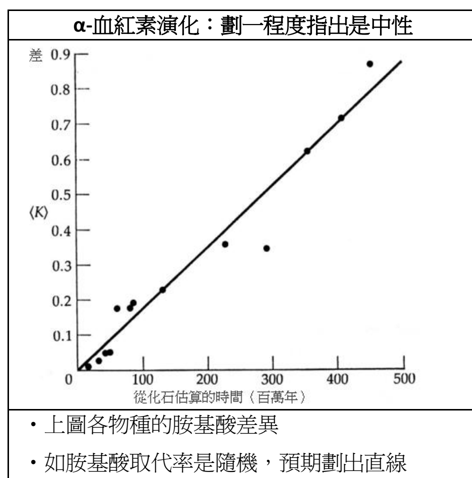
・對蛋白質的幾何結構或功能沒有產生任何改變的胺基酸取代就是中性

・α 球蛋白鏈血紅素有兩個 α 鏈，兩個非 α 鏈和血基質

胺基酸替代品不會影響蛋白質內功能位點的幾何組織或幾何組織和和電化學的電荷。我想略略談到分子演化的極早期案例，這就是 α-球蛋白。血紅素有兩個 α 鏈和兩個非 α 鏈。成人有一個 β 鏈，胚胎有伽瑪鏈。從伽瑪改變爲 β 的原因，是要改變氧結合性能，因爲胚胎要從母親血液汲取氧氣。

在相當廣泛的脊椎動物範圍內檢視這些 α-球蛋白序列，抽取樣本以檢視以往的歷史，大概可以從化石記錄得出這些分支點的時日。狗和人類可能在白堊紀後期有共同祖先，白堊紀中晚期或中期。人類與袋鼠的最後共同祖先約在一億四千萬年。當時有哺乳動物，也有恐龍。它們只是小小傢伙，但當時有哺乳動物。人類與鯊魚的最後共同祖先約在四億四千萬年。

這些東西抽出 α-血紅素（這是一個方便的分子，只需要血液樣本），排序和繪圖。根據化石估算時間，估算平均差。這個 k 是計量蛋白質的胺基酸差異；如胺基酸替代率是隨機，劃一和穩定，預期會得出直線。



α-血紅素演化：劃一程度指出是中性

・上圖各物種的胺基酸差異

・如胺基酸取代率是隨機，預期劃出直線

這很貼近直線，只有少許偏差。但這是一些最早的證據，是在 DNA 排序變得容易之前，是在蛋白質排序比 DNA 排序更容易之前；這些最早的證據表明有類似分子時鐘的東西。換句話說，如果有前所未見的脊椎動物，生活在偏遠森林，有奇怪的形態，不知道有什麼親屬，又要知道在什麼時期它可能和已知生物有共同祖先，可以劃圖顯示它與已知生物比較，就可以很好估算與這新發現物種有最後共同祖先的時間，估算是假設新物種經歷的演化是一如其他物種。

4. 遺傳變異可能是中性，

第四個原因是**發育定型** canalization。定型的一般意思是指有發育機制限制了表現型變異的範圍，因此即使基因體有突變，或基因控制的途徑有干擾環境效應，還是得出相同的表現型。

表現型非常穩定：對突變沒有什麼反應。人有四肢，手腳有五指，這樣的事件歷史悠久和穩定，有發育緩衝機制保持這種狀態。這些定型機制抗拒遺傳或環境因素變異的趨勢干擾表現型，機制保護表現型維持穩定狀態。

形成表現型的基因被這些發育機制阻隔，是什麼一回事？這些基因會較自由積累中性變異，因爲這些基因的突變其適應後果已被刪除被隔離。定型爲何演化？或這是否只是副產品？有許多猜測。坦白說，在大多數情況下是沒有頭緒。這是一個開放的研究問題。

整體生物性狀，例如肢體數目，受到隔離，有些人認爲原因不是被選擇所隔離，而是因爲在細胞的微觀層面有非常強大的選擇力量指導基因信號通路。若是這被隔離，副產品在較高層次也被隔離。我們不知道是什麼情況，但我們知道有定型這回事，也知道這有後果：容許隱藏的遺傳變異積累。這是爲何有中性基因的第四原因。

導致隨機改變的機制

什麼導致隨機或遺傳漂變？這會產生中性，但中性基因又會發生什麼事？這些機制可以把隨機性引入演化；可能還有幾個。

第一是基因突變。第二是孟德爾彩票：成熟分裂就像公平硬幣的想法。然後有一些種群層面的效應。可以把突變看作是分子事件。孟德爾彩票是細胞事件。**奠基者效應** founder effects 和**基因樽頸** genetic bottleneck 是種群效應。種群效應是任何規模種群生殖成功的變異。所有這些東西是因爲隨機變化。我逐一解釋，讓大家更具體感受是如何運作。

1. 突變 mutation　突變是隨機的，是有一些意義。在一些位點突變發生比其他更頻繁。病原菌遇到挑戰性的環境，會向下調節其 DNA 修復以提升整個突變率。增加整個基因體的突變率是相當簡單的事情。只要忽視修復，變異就會更快。如細菌進入新環境，例如致病細菌進入有非常活躍和威脅性免疫系統的脊椎動物，就會增加突變率。

核苷酸類之間的轉換：嘌呤轉換爲嘌呤，嘧啶轉換爲嘧啶，比異類置換更爲頻密。因此，嘌呤突變成爲嘌呤，比嘌呤突變成爲嘧啶的頻率較高。

突變不會在表現型空間產生隨機變化，只能導致繼承的可能性有改變。人類種群只有非常，非常小的突變值，會在背部中央長出五官之外的第六官，可以變成天使的翅膀，突變值非常少。蚌類只有很小的突變值會長出可在空氣呼吸的器官。

突變並不涵蓋所有可以想像的表現型空間。突變干擾已知的演化譜系已產生的繼承可能性，不在表現型空間作出隨機變化，但突變的隨機性有極重要的意義。突變的表現型效應與突變發生的生物之需要，兩者之間沒有系統性關係。隨機是指適應度方面。

當這些細菌進入脊椎動物的免疫系統時，有突變對它們會是非常方便，而這正是它們要做的事情，以避免宿主的特定防衛策略，但它們做不到。大自然給它們的只是就特定功能的隨機突變；如它們有很多後代，其中一個可能靠運氣有正確的突變。

同樣，在各位的情況，如適應度容許你看電腦屏幕 48 小時而不會頭痛，不用去衛生間，這可能是非常方便。這種突變是不會因爲你需要這功能而發生。你的基因體會充滿著隨機突變，很可

能你的子女可以看屏幕比你長一點時間。但這是因爲隨機發生，不是因爲發育或演化可以預見這功能將是有益。

突變過程產生很多變異，而天擇會編輯，排序，甄選。在變異產生的一刻，變異的潛在功能不是問題，它只是讓變異發生。

2. 成熟分裂是公平的硬幣 大家可能覺得這說法很無聊。大家都聽過成熟分裂，聽過孟德爾定律。一個基因進入某一個配子的機率是 50%。大家都熟悉，因爲知道生男生女的機率各爲 50%，這是因爲性染色體以及所有其他染色體，非此即彼的機率是 50%。

這是絕對驚人。爲何我的 Y 染色體不是霸佔行動的 80%？爲什麼是 50%？實際上，這是深層的東西。如建立制度，讓每一潛在競爭因素被迫具有相同機會，這些因素便必須合作，因爲只有這樣才能提高本身的機會，同時也增加別人的機會。

這特殊效應稱爲「基因議會 parliament of the genes」，就是這個理由。這是大自然約在二十億年前的發現，找到這個原則；我們的政治學直到啓蒙年代才發現這原則：民主是穩定的體制。成熟分裂是民主。在成熟分裂中，每基因有公平機會，即是說在某種意義上這是一基因有一票的情況。

稍後再談**成熟分裂隔離** meiotic segregation 的公平，但這背後有總體思路。剛才給出的小場景解釋爲何被選中，選中它是要壓抑衝突。遺傳學的所有其他方面都是演化而來。無論是遺傳學，細胞生物學，或是發育生物學，都有選擇性進程產生你研習的科目，也有被排除的其他方法；你只看到大自然可以產生的一個樣本。這本身就是有趣的研究項目。

回到基因議會。我提到衝突。有些事物稱爲**成熟分裂驅動因子** meiotic drivers。有些基因實際上改變了孟德爾定律，改變了基因進入下一代的機率。成熟分裂驅動因子是靈巧的機制，利用遠程毒藥和短程解藥。成熟分裂消滅驅動因子的運作，通常是殺掉沒有自身副本的細胞的基因，並對本身的細胞給予解藥。

在卵巢，睪丸或該生物的任何器官，都有這些細胞；生物驅動因子掃除競爭，促進本身利益。這些東西四處都有；常見於果蠅，有證據表明人類基因體也有成熟分裂驅動因子。

一旦演化出雙倍體狀況，之前已有成熟分裂驅動因子入侵的悠久歷史，所有其他基因的回應是希望趕走這些成熟分裂驅動因子。後者歪曲了前者的利益。染色體的基因與世無爭。一些野蠻土匪走來搶走基因的利益，基因傳給下一代的機率只有 20%，而不是 50%。誰都不願意。這不是好買賣。整個基因體因而出現各種機制，以抑制成熟分裂驅動因子，結果是一個非常複雜的機制，稱之爲成熟分裂。

這不是成熟分裂公平的複雜性的唯一可能原因。這似乎是合理解釋。請大家考慮民主的文化演化，決定這是否可能被歷史的作弊行爲推動，特別是不再代表人民利益的叛逆領導人。我認爲有相同之處，《獨立宣言》有闡述。

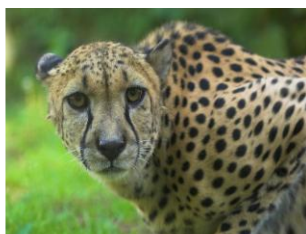
3. 小規模種群產生的效應　種群層面也有導致隨機變化的機制。其一是**奠基者效應** founder effect。假設發現一個新種群，只有你一人。種群本來有較高的藍眼睛機率；有了你，褐眼睛的機率較高。爲了要選擇你，擲硬幣決定。在這種群奠基時有樣本的隨機事件，只是在大種群中取樣幾個個體。



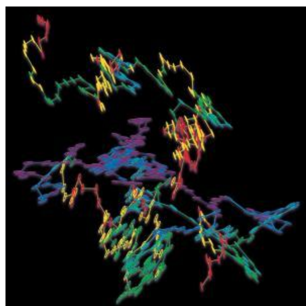
（皮特凱恩島居民）

結果就是有某些人類遺傳疾病在人類種群中罕見，但在一些只是由少數人奠基的種群中卻是普遍，包括在魁北克的泰薩二氏病 Tay-Sachs disease，好望角南非白人的在卟啉症 porphyria，皮特凱恩島 Pitcairn Island 的糖尿病。只是在大種群中取得小樣本，得到的不具代表性，有時這包括遺傳性疾病。

產生隨機性的另一種群層次現象是**瓶頸** bottleneck。這發生在種群崩潰，收縮爲非常，非常小的數量，只有少數對偶基因能夠通過。大種群的基因可能有很多版本，但如果只有兩三個體奠基新種群，他們是雙倍體，那麼兩個人只有四個基因版本。如原來種群有二十個對偶基因，可能通過瓶頸的最大數量只有四個，遺下了十六個。



獵豹似乎就是這樣。它們明顯幾乎是完全純合子，特別是它們的免疫基因。有一個奇怪的生物事實，就是可以從一隻獵豹採下皮膚，移植到世上任何一隻獵豹。換句話說，獵豹的免疫系統認爲世上任何其他獵豹的皮膚樣本是本身的皮膚，沒有發現有差別。這也許是信號：獵豹在過去幾千年曾經歷極小種群的瓶頸。

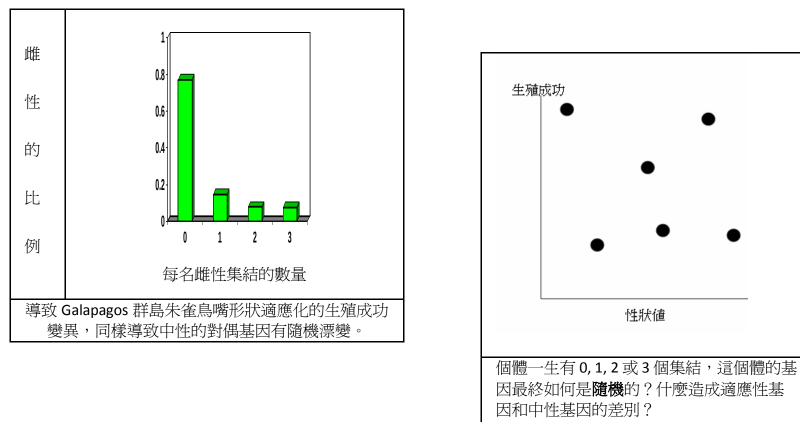


4. 遺傳漂變 genetic drift　遺傳漂變是中性化的結果。這是中性基因隨機遊走的頻率。在顯微鏡下看，布朗運動 Brownian motion[43]是懸浮在液體或氣體中的微粒永不停息的無規則運動，透過顯微鏡看到小塵粒跳動，實際上是水分子隨機影響塵埃粒子的結果。在種群層面，水中熱力的變化可比喻爲家族規模的差異。基因經歷了孟德爾的成熟分裂彩票，來到受精卵，進入受精卵。受精卵長大。

[43] http://www.universetoday.com/wp-content/uploads/2010/09/Brownian-Motion.jpg

這特殊的基因是中性的，對生殖成功沒有影響。但基因到達的個體可能是屬於小家族或大家族，這與基因的功能沒有任何關係。這家族可能有兩個孩子，沒有孩子，或很多孩子；只是決定於硬幣隨意一拋的機率。

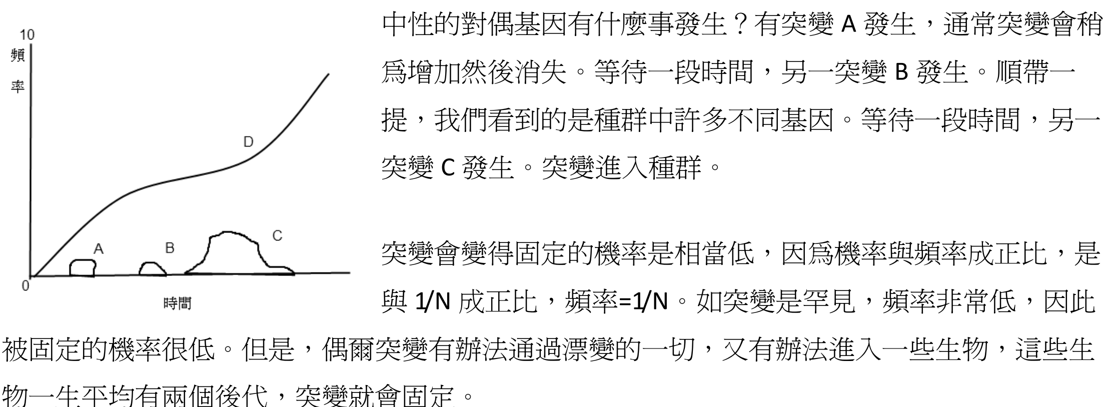
這就是我所謂結合成熟分裂彩票與生殖成功變異的意思。這是在所有種群中發生的過程。人們第一次了解遺傳漂變，認爲這發生在小種群，因爲小種群沒有大數定律的所有平滑效果。但這會發生在任何規模的種群。我的意思是這是生殖成功差異的有趣後果。如這與性狀或者基因有強烈相互關係，這產生天擇。如果沒有相互關係，產生漂變。



導致 Galapagos 群島朱雀鳥嘴形狀適應化的生殖成功變異，同樣導致中性的對偶基因有隨機漂變。

個體一生有 0, 1, 2 或 3 個集結，這個體的基因最終如何是**隨機**的？什麼造成適應性基因和中性基因的差別？

演化的真正迷團之一，是關於個體一生中有一個，兩個，三個**集結** recruit，或甚至沒有，最終什麼做成適應性基因和中性基因的分別。我已經對這問題勾畫四種可能的答案。在任何特定情況，我們通常不知道到底哪一個對此影響最大。



中性的對偶基因有什麼事發生？有突變 A 發生，通常突變會稍爲增加然後消失。等待一段時間，另一突變 B 發生。順帶一提，我們看到的是種群中許多不同基因。等待一段時間，另一突變 C 發生。突變進入種群。

突變會變得固定的機率是相當低，因爲機率與頻率成正比，是與 1/N 成正比，頻率=1/N。如突變是罕見，頻率非常低，因此被固定的機率很低。但是，偶爾突變有辦法通過漂變的一切，又有辦法進入一些生物，這些生物一生平均有兩個後代，突變就會固定。

如果只是看看這類型的突變，變得固定所需的時間是與種群規模成正比。因此，在小種群事情會固定得比大種群更快。大種群有較多事件，有較多突變發生，但需要更長時間才固定。

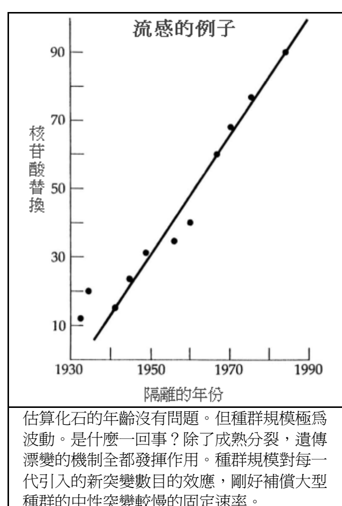
因爲較大種群有更多突變，結果是規模剛好彌補了較長的固定時間。如只是算數有多少得到固定；無論是小種群或大種群這兩種情況有相同數量的突變得到固定。這即是說：在演化史的過程中，種群可能經歷過崩潰和爆發；如你是研究 DNA 的遺傳學家，回顧種群是否經歷過崩潰和

爆發，有多少中性對偶基因得到固定最終是沒有分別。它們只是持續地固定，不受種群規模影響。

我們不知道那一個會固定，不知道有多少會固定。因此，分子鐘就像原子鐘，被放射性衰變驅動。我們不知道那一個原子會衰變，但就指定的放射性物質，我們知道有多少會衰變。

這原因是大數有規律，有規律是因爲有大量的獨立事件。單倍體基因體有三十億鹼基對，一個摩爾質量的鈾有 6×10^{23} 個原子；這些大數爲過程帶來規律。

就是這些連接微演化與宏演化，在基因體的中性部分建立統一的替代率。這是分子演化重構生命樹的假設。這方便我們估計到達最後共同祖先的分支長度和分支點。這方便我們對系統樹作出比較性推論。因此，中性演變實際上是建構演化框架的核心工具，不要等閒視之，要理解，因爲這是規律的源頭，讓我們可以深入回到地質時間。



估算化石的年齡沒有問題。但種群規模極爲波動。是什麼一回事？除了成熟分裂，遺傳漂變的機制全都發揮作用。種群規模對每一代引入的新突變數目的效應，剛好補償大型種群的中性突變較慢的固定速率。

作爲例子，這是流感發生時的核苷酸替換。這是仍然在冰箱的隔離菌，約在 1925 年至 1990 年收藏在這裡。我們對年份的估計沒有任何錯誤，我們知道是什麼時候隔離它們。種群規模曾有急劇波動。在某時刻，其中一些流感病毒是在中國東南部幾隻鴨或豬。另外的時刻，它們寄住在世界各地十億人。它們經歷了巨大波動，以及頗爲穩定的替代率。

所有遺傳漂變的機制都在此發揮作用，除了成熟分裂；因爲流感是病毒，不經過成熟分裂。較大種群中性突變的固定速率較慢，剛好彌補種群規模差異的效應。因此，即使在傳染病如流感，分子時鐘是運作良好和穩定。

一些警告。不同蛋白質以及蛋白質不同部分以不同速度演化。它們只使用非轉錄 DNA 序列。因爲不同的世代時間，譜系之間有一些分歧。

我不會談論**適應不良** maladaptation，因爲用了太多時間談論中性。你自行閱讀這題目，我只給出基本想法。如天擇在一個地方強勁，生物適應得很好；但它遷移到另一地方，無論是什麼原因，適應不理想。產生過剩生物的地方，稱之爲「**源** source」；對生物沒有好處的地方稱爲「**匯** sink」。在「匯」的基因表達以前適應「源」的生物。如生物在一個地方適應得很好，遷移到另一個完全不同的地方，生物永遠不會有機會在「匯」這個新地方進入演化均衡，那就是對「匯」適應不良。這是適應不良如何發生的基本想法。

這一講的要點：成熟分裂就像公平的硬幣；中性對偶基因的固定就像放射性衰變；中性對偶基因的穩定固定產生一個分子鐘，連接微演化和宏演化。

附錄

譯註：教授因時間所限，沒有多談適應不良的演化。他提供了兩個案例的投影片，由此找到以下的譯寫資料。



美國德州的食蚊魚有兩種棲息地。生活在淡水溪流的幼魚，比生活在三百公尺以外鹹淡水河口的幼魚數目較少，體型較大，但生殖能力較差。鹹淡水是「源」，一些魚群隨著滿溢進入淡水「匯」，後來的修路工程分隔了「源」與「匯」。實驗把「源」和「匯」取得的魚種，分批在淡水 F 和鹹淡水 B 飼養一星期，然後交替放在淡水 F 和鹹淡水 B 飼養，因此有以下的組合：FFF, FBF, FBB, BFF, BFB, BBF, BBB。還有兩個類似的實驗，一次用藥，一次用夏威夷的魚種在分批在淡水和鹹淡水飼養。總結果證明淡水飼養的魚種存活率較低，體型較短，體重較輕。

兩個組群的終生性狀的差異，主要成因不是當地的適應（演化論解釋）或是發育對早期環境的敏感度（個體發育原因），而是對淡水環境適應不良（生理原因）。實驗又證明，引入鹹淡水魚種可以改善淡水組群的性狀和生殖能力。[44]



藍冠山雀



[45]

柔毛櫟



[46]

冬青櫟

藍冠山雀生活在法國南部，以兩種橡樹爲棲息地：落葉的柔毛櫟（源）和常青的冬青櫟（匯）。無論是那一個棲息地，藍冠山雀每年都在同一天下蛋，這很配合「源」的食物供應情況，但不配合「匯」的情況，早了三星期，所以藍冠山雀在「匯」的生殖成功率低。因爲「源」經常有移民補充「匯」的人口，所以「匯」的適應不良人口得以保持。

但是在歐洲其他地方，例如在地中海的科西加島 Corsica 和北歐，有相同基因的藍冠山雀已經適應常青冬青櫟棲息地；在這些地方，種群沒有來自落葉柔毛櫟鳥群的補充。科西加島的案例尤其有意思。七千五百年前，科西加島長滿著落葉柔毛櫟，當時的藍冠山雀應該是已適應這棲息植物。在三千至四千年前，常青冬青櫟逐漸入侵科西加島，現在佔了寬葉樹 47%，落葉柔毛櫟

---

[44] 取材自 Stearns, S.C., and R.D. Sage. *1980. Maladaptation in a Marginal Population of the Mosquito Fish*. http://www.yale.edu/eeb/stearns/pdf/03.Stearns1980Evolution.pdf

[45] http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Large_open-grown_downy_oak_tree.jpg

[46] http://apps.kew.org/trees/assets/images/tree_quercus_ilex_main.jpg

只有 3.3%。島上的藍冠山雀現在很適應常青冬青櫟，反而不適應落葉柔毛櫟。這說明「源」與「匯」的對比關係是可能倒轉的。[47]

[47] 取材自 http://ecamp.usach.cl/Portales/digeo/asignaturas/ecologia/Dias%201996.pdf

第五講：天擇如何改變種群的基因成份

今天談論適應性遺傳變化。先佈置好舞台，請大家考慮以下的提案。地球上每一個演化的變化，導致產生一些大家認爲是靈巧，有趣或是精心設計的事物，無論是蝙蝠的大腦，脊椎動物的免疫系統，核糖體的美麗結構，成熟分裂的精密，都是通過適應性遺傳變化的過程才會發生。之前有突變發生，影響了一個過程或結構；如這增加了生物的生殖成功，演化會保留這突變；如果沒有，突變消失。

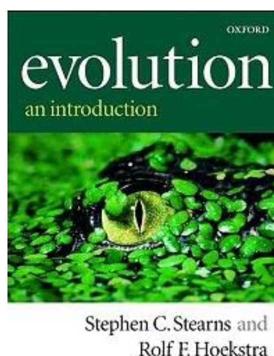
今天談論的是在在一生中運作的非常基本的機制，這導致信息積累。講座的重點：有四個主要的遺傳系統，也有一些有趣的例外。但四個系統已足以涵蓋地球上生物基因的變異。

這些系統就是**有性** sexual 與**無性** asexual，**單倍體** haploid 與**雙倍體** diploid，兩對的差異對演化的速度有很大影響。各位是有性雙倍體，演化緩慢；病原體是無性單倍體，演化迅速。這是你應該知道的重要事情。

進入種群遺傳學的方程式—這些只是代數—重點是你隨時可以在書本找到，可以容易編寫程式，即使是簡單的報表軟件，例如 Excel，可以多番練習以理解它們的基本屬性。如果你上網，用谷歌找尋 Hardy-Weinberg 方程，會得到全國二十個網站，一些種群遺傳學教授已把一些套件上線，讓學生練習，可以產生美麗的圖畫和類似的東西。

現在很方便取得這些工具。重要的是大家要知道：（a）有這些工具，它們是重要；（b）其主要後果是什麼；和（c）有需要時如何取得。我不會要求你在期中試重複 Hardy-Weinberg 方程的推論。但我希望你知道爲何這是重要，以及這有什麼內容。

我希望你記住的第三件事，是適應性遺傳變化何時出現，它幾乎總是在開始時緩慢，中期快速，末期放慢。表達基因頻率隨著時間推移的圖表看起來像 S 型。這是第三件事。就是這樣，講座開始。現在先說說這決定的背景。



1993 年，Rolf Hoekstra 和我開始整理這本書的第一版本，我邀請 Rolf 合著，因爲他是種群遺傳學家。他卓越不凡，頭腦清醒。他喜歡和精通那些方程。Rolf 和我請教世上十五位演化生物學家的先進：「什麼是重要的？生物學家要了解演化學的什麼？這是爲了所有人。這是爲了醫生和分子生物學和發育生物學家。他們應該知道什麼？」我說：「Rolf，你的任務是弄清楚體遺傳學那一部分。」他在兩星期左右後回覆：「Steve，我不認爲有什麼。」

我很震驚。我說：「Rolf，你是種群遺傳學家。這東西是重要的，對不對？」然後他說：「我們通常教授種群遺傳學，是利用一大堆有關在選擇下漂變和頻率變化等等的方程，大多數人最終不需要這些。他們只需要知道的是有四個主要的遺傳系統以及遺傳改變是慢，快，慢。」

這就是講座的來源，來自一位深思，徵詢很多人的仁兄。

這是大綱。我給出背景，導致演化生物學高度集中於遺傳的歷史背景。我會略爲談到主要的遺傳系統。然後快速討論「選擇」中的基因頻率改變；有時間的話，我會討論數量性狀的選擇。如果我不討論數量性狀的選擇，那是因爲我和大家另行討論一些有趣的迷團，這討論比我提到數量遺傳學更重要。

基因如何成爲演化思想

先說說基因如何成爲演化思想的關鍵因素。達爾文沒有提出可信的遺傳機制，也沒有讀過孟德爾的文章，這是在《物種起源》出版之後六年才發表的，但這是在達爾文建構後來版本之前，他的回應是在後期版本加入 Lamarck 的原素。如果你讀《物種起源》的第六版，內有一些 Lamarck 的陳述：繼承後天特性。

達爾文的最初模式有什麼問題？他在 1859 年認爲遺傳是如何運作？他有一個混合遺傳的模型，認爲當**配子** gamete 形成時，在軀體各部份吸取環境信息的**泛子** gemmule[48]，一窩蜂進入性腺 gonad，把環境信息帶給配子，而然後當受精卵形成，父母親的信息混在一起，就像液體混合。

換言之，他不認爲基因是獨特的物質物體，他想像基因是液體。紅葡萄酒和白葡萄酒倒在一起成爲桃紅葡萄酒。桃紅葡萄酒和白葡萄酒倒在一起，得出淺桃紅色。如此這般繼續，紅色很快完全消失。混合繼承，問題是父母雙方的條件在混合中失掉了，沒有真正的保存信息。

這就是達爾文受到攻擊的原因。他不知道有孟德爾，採取了 Lamarck 的主張；他錯了。遺傳學成爲爭議的議題。1900 年，許多人同時重新發現孟德爾定律，研讀孟德爾的文章，意識到他們已經錯過了三十五年。

加州理工學院的 Morgan，Sturtevant 和 Bridges 研究果蠅，證明**染色體** chromosome 攜帶基因。當時的細胞學已相當成熟，知道染色體有精細的行爲，例如**有絲分裂** mitosis 和**成熟分裂** meiosis，人們在 1915 年指出實際上染色體行爲是符合孟德爾定律。當時他們不知道染色體由什麼組成，沒有遺傳密碼的概念，但在 1915 年通過實驗證明基因是在染色體。

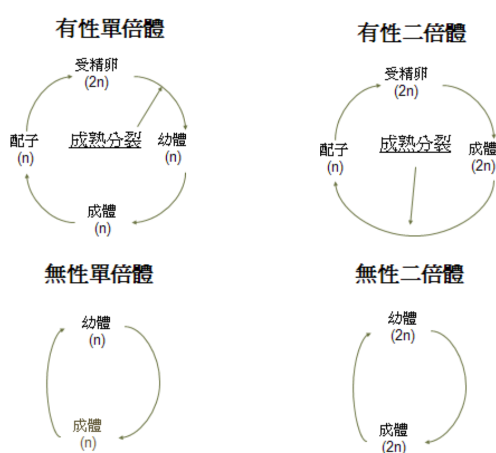
48 Gemmule 更常見的意思是「胚芽」或是神經细胞的「芽突」，不要混淆達爾文在泛生論中假定「泛子」是獲得性狀的遺傳粒子。

但是，仍然有一些問題：所有這些是否可以實際上在種群層面運作。當時不知道是可以依據孟德爾遺傳學構造服從孟德爾定律的種群，讓自然選擇發揮作用。要做到這些，要用到相當數量的數學。Ronald Fisher, J.B.S. Haldane 和 Sewall Wright 在 1918 至 1932 年做到了。

他們發明了現在認爲是基本統計學的大部份內容。Fisher 發明**方差分析** analysis of variance，以了解**計量遺傳學** quantitative genetics；Wright 要發明**路徑系數** path coefficients，以了解譜系如何轉化爲繼承的模型。他們奠定了基礎。

因爲以上種種，遺傳學在 20 世紀被視爲演化生物學的核心，而且極爲集中在這方面。除非能證明符合遺傳學，很多人不會接受任何有關演化過程的說法。這好像是金科玉律。如果在遺傳學不能做到，如果可以證明不符合基因的邏輯，那麼說法在理論上就站不住腳，甚至無需取得數據。因此，年輕的一代興致勃勃發現不符合的案例，並拿出**表觀遺傳學** epigenetics 和很多這樣的東西。這不是今天要討論的。

遺傳系統



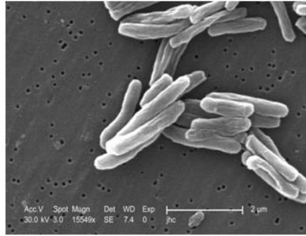
四個主要遺傳系統

物種的遺傳系統，是變動率的真正基本決定因素。世上有「有性 sexual」與「無性 asexual」物種，又可分爲「單倍體 haploid」和「雙倍體 diploid」；以「性」劃分，有其他複雜的問題，此外還有其他「倍體」。特殊的案例：無性脊椎動物：一些無性蜥蜴。還有一些有趣的無性魚；一些青蛙是半無性，利用雄性精子，但沒納入發育中的胎兒，只是用來刺激發育。有一個案例是圈養的無性火雞。脊椎動物的無性類型不是很多。

無性類型常見於植物。當然，大多數細菌是無性，但細菌確實有一些是「有性」。各位是雙倍體；你的成體是雙倍體。大自然中一些可識別的大東西是單倍體。大自然中常見的單倍體植物是苔蘚是單倍體。

這四個系統是怎麼一回事。有性單倍體和有性雙倍體的分別，是在生命週期中成熟分裂發生的一刻。如成體是雙倍體，成熟分裂發生在成體產生配子的生殖腺，然後以受精卵形式發育，發育生物的所有細胞都是雙倍體，這就是**雙倍體循環** diploid cycle。如受精卵立即成熟分裂，或是在形成後不久成熟分裂，發育中的幼體是單倍體，成體也是單倍體。苔蘚是這樣。無性單倍體和無性雙倍體，說來很簡單。無性雙倍體只是複製自己，經過有絲分裂，製做下一代。無性單倍體，同樣的事情。

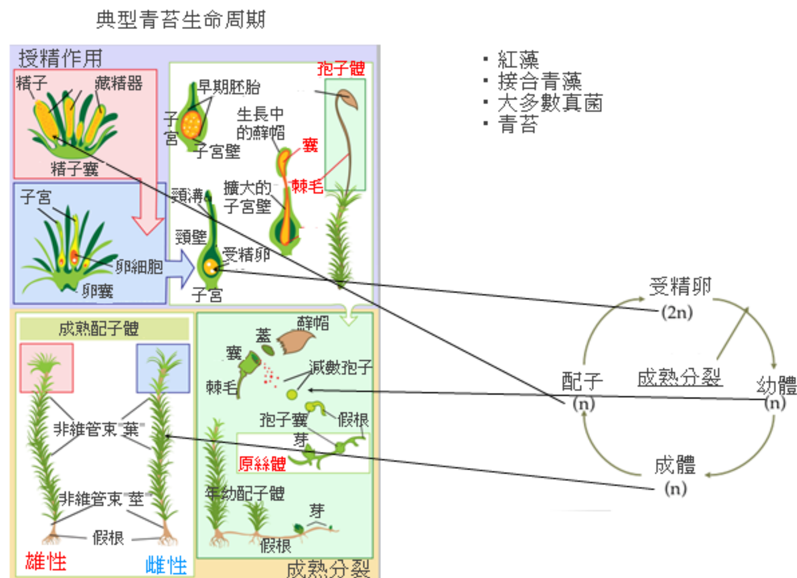
這就是四大遺傳系統，有很多很多的不同版本。



結核分支桿菌

無性單倍體包括結核病的病原體，藍綠藻，麵包黴菌，青黴素菌，細胞黏菌；它們構成地球的大部分生物。

有性單倍體



有性單倍體 sexual haploid 包括青苔和紅藻；大多數真菌是有性單倍體。圖片可以看到單倍體成體在生命周期中的位置。左上小圖是配子在成體頭部形成。左下小圖是雄性和雌性配子的編碼在**配子體** gametophyte 不同地方。右上小圖：精子進入植物頂部的胚珠，形成受精卵；幼體實際上是在這裡發育。右下小圖是成熟分裂，孢子成為單倍體孢子走出去。這是有性單倍體的生命周期。



無性雙倍體 asexual diploid 包括腰鞭毛蟲；大約有十組**原生生物** protoctist（以前稱為原生動物 protozoa），也包括一些有葉綠體的單細胞生物：單細胞藻類，一些原生動物，一些單細胞真菌。有很多的多細胞動物是無性雙倍體，圖片的蛭形輪蟲被稱為「丟臉的古老無性」。

蛭形輪蟲沒有雄性，但演化生物學家不認為這是丟臉。暫且不計細菌，幾乎地球上的所有無性多細胞生物是相對較近代源自有性的祖先，除了少數例外，這是一個例外。有許多許多文獻討論性的演化，指出性其中一項好處是可以長期存在。

長久以來，有性物體已是生命樹的性態，而無性生物是它的分支，我們沒有看到很多古老的無性物體。稍後談到性演化時，會討論原因；原因是由於突變，由於病原體，「有性」維修損壞和

保衛生物免受攻擊。蛭形輪蟲是一個維護不足，防禦薄弱的生物，看起來也許三億年已經沒有「性」了。丟臉的是我們不知道它是如何做到。這就是爲什麼它被稱爲丟臉的古代無性。是的，這是「丟臉」一個非常有智慧的定義，我同意。



有性雙倍體 sexual diploid。各位是有性雙倍體，圖片的蜜蜂和花是有性雙倍體。大約有二十個動物「門」是有性雙倍體。許多植物，大多數多細胞植物，並有一些藻類、原生動物和真菌是有性雙倍體，包括瘧疾，昏睡病病原體。

有些物體在單倍體和雙倍體之間遊移，沒有那一個佔主導地位。在單倍體和雙倍體之間遊移的有孔蟲門、擔子菌綱（蘑菇）、微孢子蟲的寄生蟲、端複胞器門，例如瘧原蟲屬（瘧疾）。在有性和無性之間遊移的有一些輪蟲、一些刺胞動物（珊瑚和近親）、一些水跳蚤（多毛蟲）一些節肢動物（蚜蟲和水跳蚤）。

意大利那不勒斯港口底層有一種偉大的小節肢動物，實際無所不能。同一品種，可以是無性；可以出生是雌性，變成雄性；可以出生是雄性，變成雌性；可以出生時是兩者。有些物體真的很靈活，但大多數並非如此。有性和無性的時機，是所有這些物體其生命週期重要的組成部分。



例如，去年秋天世界大部分地區的海洋有巨大的水母盛開，這也是複雜生命週期的部份。海洋底層有一個無性階段，積存起來看似是一堆盤子，頂部的盤子翻轉變成水母。水母交配產下幼蟲，幼蟲沉變成海底的無性物體，成爲一堆盤子。那裡有很多變異。所有這些事物可能演化自

遺傳學約束演化[49]

遺傳學約束演化，遺傳學對演化思想的影響，一如化學影響代謝和結構，也一如物理學影響化學。這有廣泛的比喻。要了解分子和細胞生物學，就要學習很多化學。要略爲了解演化，就需要略爲學習演化如何限制遺傳學，需要一些數學。

英國數學家 Godfrey Harold Hardy 和德國醫生 Wilhelm Weinberg 分別在 1908 年和 1909 年各自獨立證明遺傳平衡的規律，之後合稱爲 Hardy-Weinberg「定律」，描述群體中對偶基因頻率以及基因型頻率之間的關係。種群在不受干擾的理想情況（理想因素有種群規模夠大，隨機交配、沒有迴避任何表現型的選擇、種群沒有遷移或遷入、正染色體位點），經過多個世代，基因頻率與基因型頻率會保持恆定並處於穩定的平衡狀態。實際上，總會存在一個或多個干擾因素。因此，這「定律」在自然界中只是不可能的種理想狀態，並作爲測量遺傳改變的基準。

這定律假設大種群有隨機交配。要有大種群的原因是讓那些 p 和 q 是實際的準確計量。在小種群，它們是雜音，但在大種群卻是良好，穩定的估量。如果有隨機交配，這即是說發生交配是與每類型的頻率成正比。

Hardy-Weinberg「定律」

簡單例子：單一位點有兩個對偶基因：顯性者是 A_1，其出現在種群的頻率爲 p；隱性者是 A_2，其頻率爲 q。（這例子只有兩個對偶基因，事實是可以有很多的。）

p =（A_1 的數目）／（A_1 的數目+ A_2 的數目）

q =（A_2 的數目）／（A_1 的數目+ A_2 的數目）

$p + q = 1$

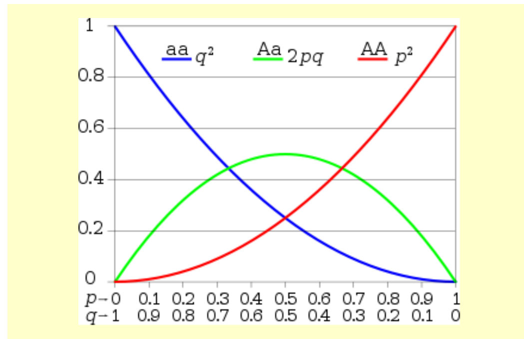
$\mathbf{p^2 + 2pq + q^2 = 1}$

頻率 frequency：一些性狀是孟德爾型，容易在表現型識別。例如：人類的孟德爾性狀其中一個是能夠捲舌頭。我能捲舌頭。在座有多少人可以捲舌頭？大約 45 人。有多少人不能捲舌頭？大約 30 人。捲舌頭的頻率是 45 除以 75，就是這樣得出數字。另一個頻率是 1 減第一頻率。

如糞基種群中的顯性對偶基因 A 的頻率是 p，隱性對偶基因 a 的頻率是 q，隨機交配一代之後的基因型頻率會穩定下來：

---

[49] 譯註：教授假設學生已熟悉 Hardy-Weinberg「定律」，原文這一節只是略略提到，之後以數學方程表達每個遺傳系統的基因演化如何影響下一代。投影片的方程式看不清楚，解題步驟不容易明白。因此，譯本補充簡介 Hardy-Weinberg「定律」，原文投影片的數學方程看不清楚，只能割愛。這一節的內容部份取自原文，補譯材料取自 http://www.uic.edu/classes/bms/bms655/lesson13.html，http://zh.wikipedia.org/wiki/哈代-溫伯格定律



兩個對偶基因的 Hardy-Weinberg「定律」。橫軸是兩個對偶基因的頻率 p 和 q，直軸是基因型頻率。圖片表達三個可能的基因型。

例子：種群的個體只有兩類型：AA 型和 aa 型各佔一半（頻率 **p 和 q**= 0.5)。隨機交配後：

母	父	頻率	後代		
			AA	Aa	aa
AA	AA	0.5 x 0.5	0.25		
AA	aa	0.5 x 0.5		0.25	
aa	AA	0.5 x 0.5		0.25	
aa	aa	0.5 x 0.5			025
		總計 Total	.25	0.50	0.25

即使龔基種群沒有雜合子，經過一代的隨機交配，基因型頻率的比例爲 **p^2** (AA), **2pq** (Aa)和 **q^2** (aa)，基因頻率保持爲 p=0.5 和 q=0.5，這些固定頻率會在以後的下一代保持。利用類似以上的列表可以計算出下一代的頻率。

Punnet圖

父或母

母或父		A_1 p	A_2 q
	A_1 p	A_1 A_1	A_1 A_2
	A_2 q	A_1 A_2	A_2 A_2

配子中的單倍體頻率: $p + q = 1$
成體中的二倍體頻率: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$

Hardy-Weinberg 定律應用於有性雙倍體，會得出這樣的 Punnet 棋盤圖。親代中其中一個對偶基因的機率是 p，另一個的對偶基因的機率是 q。其他親代也是如此。這些都是可能由此而來的受精卵。這一個的機率是 p^2，這一個的機率是 q^2，而兩個一起的機率是 2pq 。這只是簡單的基本機率理論。

Hardy-Weinberg 定律的重點：種群在理想情況（不受特定的干擾因素影響，如非隨機交配、選擇、遷移、突變或種群規模有限），經過多個世代，基因頻率與基因型頻率會保持和處於穩定的平衡狀態。即是有關種群作用的積累信息不會因爲隨機原因而改變。如果這會改變，是因爲大種群被選擇所影響。

這即是在種群層面，複製是準確和公正，一如在細胞層面。當然還有遺傳漂變，但不用擔心，因爲遺傳漂變影響的事情，不會影響選擇，而我們是在建立選擇的模型。

Hardy-Weinberg 定律可用於檢視在發生的選擇過程，也意味著大種群的隨機交配保存了在過去發揮作用的信息，因此無需一切從頭來過。這保證了公平，是消除衝突的條件，今後的講座會說明。所以 Hardy-Weinberg 的情況，是指在上一代種群的一切有完全一樣的機會，依照頻率的比例傳給下一代；什麼都不會改變。

假設種群中每萬人有一位受常染色體隱性遺傳病影響，頻率即是 1/10,000。如種群處於 Hardy-Weinberg 平衡，這頻率=q^2，該隱性基因的對偶基因頻率 q=q^2 的平方根，即是 1/10,000 的平方根=等於 1/ 100=0.01。因爲 p+q= 1 ，所以 p 是 0.99，非常接近 1。代入 $p^2 + 2pq + q^2 = 1$，基因攜帶者（雜合子）的頻率（2pq）通常近似 **2q**，因爲 **p** (0.99) 是近似 1。基因攜帶者的頻率是 1/ 50。

換句話說：常染色體隱性遺傳疾病在種群的頻率是萬分之一，攜帶者的頻率是 1/50。歷史不時有某些團體提出不允許受某些頑疾個人生殖下一代，以根絕有害疾病。以上例子足以說明這是毫無效果。即使疾病頻率只有萬分之一，攜帶者的頻率依然有 1/50，在種群中的表現型正常攜帶者依然保留著這些基因，他們的孩子受影響的機率是：

2/3（成爲攜帶者的機率）× 1/50（個體隨機成爲攜帶者的機率）× 1/4（兩名攜帶者生育受影響子女的機率）= 2/3 × 1/50 × 1/4 = 1/300。與此相比，如攜帶機率同樣是 1/50，兩個沒有親屬關係的個體，兩者家族沒有病歷史，子女受影響的機率：1/50 × 1/50 × 1/4 = 1/10,000。

花一點時間討論一個遺傳輔導的問題。回到 John 和 Jill。他們墮入愛河，想結婚，但他們擔心。John 的兄弟死於一種隱性和致命的遺傳性疾病，宿主生育之前就病發致死。Jill 的家族沒有這病症的特殊歷史，但不是很多人知道這歷史，因此從一般人群因這疾病致死的頻率估算 Jill 攜帶這疾病的機率是 1%。

他們的孩子在童年死於這種疾病是什麼機率？**答案：** (2/3) x ((2 x 0.9 x 0.1)/0.99) x 1/4 ≈ **0.03**。解釋爲何要使用這公式？公式爲何出現 2/3 和 1/4？

John 的兄弟有致死基因的隱性版本，因此 John 是雜合子或隱性純合子，他會攜帶基因，因此，有 2/3 機會他是攜帶或實際上有這種疾病。

如 John 婚後的孩子有這缺陷，夫妻都必須是雜合子，因此要特別注意他倆是雜合子的機率。如 John 是雜合子，Jill 也是雜合子，嬰兒可能是隱性純合子，在出生前夭逝；也可能是非常健康的顯性純合子；也可能是雜合子。隱性純合子的機率是 25%，顯性純合子的機率是 25%，而雜合子的機率是 50%。

但 John 和 Jill 的嬰兒會在孩提時死於這種疾病的機率是在 1/4。John 是雜合子的機率是 2/3。如何知道 John 的父母都是雜合子？John 的父母有一個隱性的兒子，他們必然是雜合子。考慮到 John 的父母都是雜合子，John 的機率是 2/3，而 John 活到成年，其他 25%已死亡。因此，存活到成年的 2/3 是雜合子，1/3 是純合子。

John 的父母可否一人是隱性純合子，另一人是雜合子？如父母有一方是純合子，這只能是顯性純合子，因爲他（她）活到成年，生下孩子。如父母另一方是雜合子，唯一的可能性是兩個孩子都是雜合子；但情況並非如此，因爲 John 的兄弟死了。因此，John 是雜合子的機率是 2/3。如

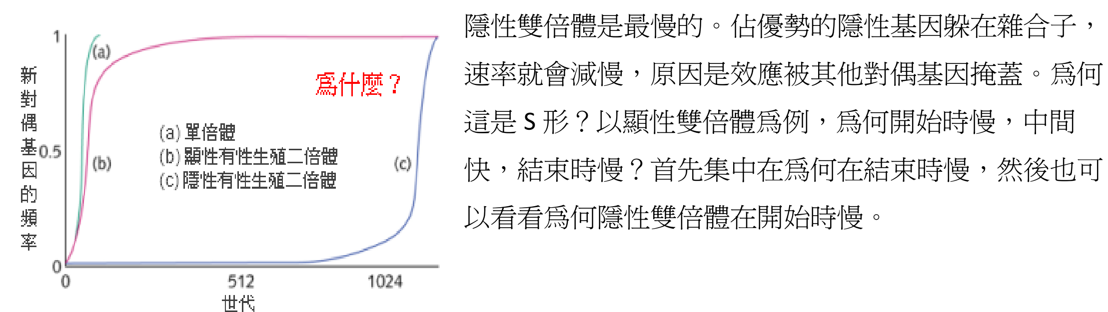
John 和 Jill 的孩子會出問題，機率是 1/4。兩者之間是什麼東西：2 x0.9x0.1。Jill 是雜合子的機率是：1%的平方根是 0.1。1- 0.1=0.9。

遺傳變化：慢–快–慢

要記住的要點：無性單倍體和有性雙倍體的遺傳變化，開始時慢，中間快，最後慢。單倍體變化比雙倍體快，顯性的變化比隱性快。爲何是這情況？

先說任何形式的單倍體。每一基因都有表達，沒有顯性掩蓋任何隱性的遺傳信息。在單倍體中，基因是暴露於選擇。

單倍體比顯性雙倍體較快，因爲它是隱性基因。雜合子的反應一如顯性，但包含隱性。如要計量演化率是顯性接管種群的速率，這會是雜合子一直攜帶的一群隱性。發育遮蓋兩者之間的差異，實際上讓隱性有優勢和放慢了顯性可以接管的速度。



隱性雙倍體是最慢的。佔優勢的隱性基因躲在雜合子，速率就會減慢，原因是效應被其他對偶基因掩蓋。爲何這是 S 形？以顯性雙倍體爲例，爲何開始時慢，中間快，結束時慢？首先集中在爲何在結束時慢，然後也可以看看爲何隱性雙倍體在開始時慢。

要從圖中得出答案，要考慮什麼？接近結束時，種群有什麼比例是雜合子形式？如顯性有性雙倍體的頻率是 0.9，81%會是顯性純合子，18%會是顯性雜合子，1%是隱性。顯性雜合子是隱性純合子的 18 倍。在這一點，選擇正努力消除這 1%的隱性純合子。它不能觸及那 18%。

如重複這過程，數值是 0.01 和 0.99，會變得更加極端。種群越來越稀少是隱性純合子。餘下的隱性對偶基因很多是在雜合子，選擇無法在此運作。因此，事情會放慢。要擺脫不利的對偶基因越來越難，因爲這些基因越來越多是隱藏在雜合子，不是絕對數字，而是比例更大。

同樣的思路可以描述爲何隱性雙倍體的演化改變，在開始時非常緩慢，而隱性基因在隱性雙倍體中是佔優勢的。如新的隱性突變進入種群，這會是非常低的頻率。其頻率是 1 除以種群中的個體數目。隱性突變只可以與顯性形式交配，所有嬰兒都是雜合子。

因此，在開始時，選擇無法對其進行操作。只有在兩個雜合子走在一起交配(即是說必須有相當高頻率)，才可以有隱性純合子的嬰兒，選擇才可以操作。因此，這過程需要一段時間。由於是顯性，需要很長時間才達到可以加速的地步。但到了結束時快，因爲到了最後被選的是隱性，這會在被選後加速。

下一講談論基因變異的起源和保存。

譯註：教授的講義有以下幾張投影片，授課錄像沒有提到。）

數量遺傳學

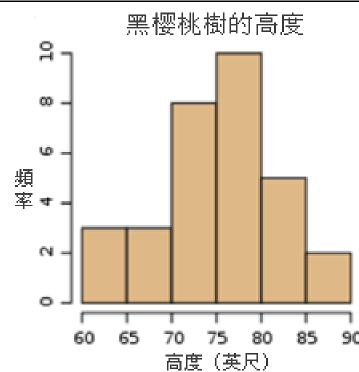
- 孟德爾性狀（特質）：
  - 互不關連，容易識別
  - 眼睛顏色，捲舌頭
- 量化性狀（特質）：
  - 較多是近乎持續
  - 高度，體重，速度
- 量化性狀是由多個基因決定
  - 因此稱為「多基因遺傳形質」
  - 沒有任一單個對偶基因有足夠效力可以產生容易識別的表現型。

譯註：孟德爾形質（特質）是只可以由個體的兩個對偶基因以孟德爾方式遺傳。兩個對偶基因中，一個是顯性，另一個是隱性。形質只由其中一個基因決定，不受環境影響。人類的孟德爾形質例子：白化病、血型、短指症、下巴凹陷、酒窩、耳垂形狀、耳垢、臉上雀斑、拇指彎曲、六指（趾）、美人尖（額）等等。另一些之前以為是孟德爾形質，近代發現可能涉及不止一個基因，其遺傳過程可能較為複雜，例如眼睛顏色、髮色、摩頓趾（第二腳趾比腳趾頭長）、捲舌頭等。這與教授提出的例子不相符。

閱讀資料：陳瑞麟：孟德爾究竟發現了什麼？從科學發現的本質談起

常見的直方圖





背景

- 數量形質主導全生物生物學
- 數量遺傳學是基因如何連接形質的模型，**沒有指定**機制。
- 這是基於個體之間各自形質差別的值，即是個體之間的形質值的變異。

「累加」的區別

・一些對表型的遺傳作用是累加的，即是個別基因作用的總和。

・不是累加的：

　・顯性–隱性關係

　・上位作用：一個基因的作用取決於另一基因有那一等位基因。

・只能由某一給定一代的累加作用對選擇作出回應。

遺傳力的概念

・形質的遺傳力，是由分離的等位基因其作用決定形質變異的比例。

・廣義遺傳力，是由全部遺傳作用決定的比例。

・狹義遺傳力，是只由累加遺傳作用決定的比例；這些作用從一代到一代可以自由回應選擇，不受顯性或上位作用影響。

遺傳力描述有具體背景的模式：不是成因，不是機制

•智力遺傳

•智商遺傳

•SAT 成績遺傳

•入讀耶魯大學的遺傳

•建議源自這背景：

・Lewontin, R.C. 1970. 〈方差分析和成因分析〉The analysis of variance and the analysis of causes. 《美國人類遺傳期刊》26: 400-411

第六講：基因變異的源起和保存

今天談論基因變異的起源和保存，這是繼續討論微演化機制的核心議題。人們感興趣的原因，是除非種群有遺傳變異，否則不可能對天擇有回應，漂變不可能有任何歷史記錄。因此，我們需要了解這是從何而來，以及是否能保存。

如每一次有新突變彈出，立即被淘汰，原因可能是隨機或有選擇性，就不可能有演化。如果種群有很多變異，並長期持續又沒有任何排序，地球上的模式與現在的會是完全不同。因此，這些問題實際上是演化遺傳學基礎部份的核心問題，影響了演化。

背景基本上是這樣的。由於演化是基於遺傳改變，我們需要知道遺傳差異的源頭，演化速度取決於種群的遺傳變異數量，什麼維持著變異。回到五、六十年之前的傳統觀點認爲沒有多少遺傳變異，而演化實際上是受限於建立遺傳變異的速度。

自 1965 年以來，隨著發現蛋白質同工酶，尤其是現在發現了 DNA 排序的便宜方法，我們知道這是錯的。大自然有大量的遺傳變異。1975 至 1980 年左右有一系列研究，一些是關於 Galapagos 朱雀，一些是關於千里達孔雀魚，一些是關於夏威夷吃蚊魚，一些是關於世界魚類種群對捕撈的反應，我們知道有大量遺傳變異的種群經歷強大選擇時，演化可以是非常快速。

例如，面對氣候變化和全球變暖這些問題，地球上所有物種能否快速適應？世上的草原種群或是生活在山區的物種，沒有足夠的遺傳改變以適應現在面對的氣候變化，它們就會滅絕。它們必需或是搬到另一處棲息地方，或是必須適應現在已改變的情況。講座的大綱大概是這樣。

突變

突變是所有遺傳變異的最終源頭。**重組** recombination 對變異有巨大影響。意思就是有性種群比無性種群有更多變化，大自然的種群有大量的遺傳變異。突變可以是 DNA 序列變化或染色體變化；染色體變化可以是染色體數量或染色體結構改變。可以有基因複製等等。自然發生的突變，大多數是在 DNA 複製過程中。

在座準備當醫生的，這很重要，因爲組織有癌症的機率是與該組織的細胞分裂次數成正比；這是表皮細胞癌症比不分裂的細胞癌症更爲常見的原因。心臟肌肉永遠沒有癌症，癌症常見於皮膚，肺和腸道內壁，因爲每一個細胞分裂事件是一個潛在的突變事件。

DNA 序列突變是**點突變** point mutation，有可能重複；在染色體中也可以有倒轉和移轉。基因可以從一個染色體移到另一個染色體，也其實是可以扭轉，沿著染色體朝著相反的閱讀方向。

有很好的理由認爲中間突變率是最優的。如突變率太慢，這基因的後代不能適應已改變的情況。如突變率過高，有關在以往用得著的積累信息會被突變破壞；沒有表達的假基因情況就是如此。有一些中間突變率可能是最優的

控制突變率的基因，其演化在無性生物比有性生物較爲容易，因爲有性的基因重組爲了方便過程而打開基因。以下說明一下。

假設我參加 Greg 控制的旅程，我們也有時間付諸實行，他決定和我一起乘巴士往紐約。我們去到公共汽車站；由於重組，他乘坐一輛公車，我坐另一輛。他失去了控制我的機會，只是因爲我坐在不同的公車。

這是重組對基因的影響。重組沒有讓我保留在與 Greg 一起的染色體，最終把我放在另一個不同的身體。因此，有性生物控制突變率的基因，與它試圖控制突變的基因斷線；因此，即使我在前往紐約的途中發明有利於 Greg 的偉大過程，他現在脫離了，不能受益於我的適應。

因此，更爲合理的是會看到控制突變的基因在細菌和病毒這類生物中不斷演化，多於我們看到控制突變的基因在人體內演化。有一些理由認爲選擇壓力對人體因的影響是弱於對細菌的影響。有趣的是細菌可以有實驗性演化，顯示突變率會向上或向下演化，視乎細菌身處的環境。

突變率	
每一核苷酸	
RNA	10^{-5}
DNA	10^{-9}
每一基因(DNA)	10^{-5}-10^{-6}
每一性狀（形質）	10^{-3}-10^{-5}
每一原核基因體	10^{-3}-（取捨？）
每一真核基因體	0.1- 10

列表是一些有代表性的突變率，作爲思考的總體框架。RNA 的每一核苷酸的突變率約爲 10^{-5}，在 DNA 是 10^{-9}。如演化是在 RNA 世界開始，因爲信息受到侵蝕而要降低突變率，可用某種方式調控 DNA 作爲分子，而不是 RNA，這樣就可以利用第四級的力度，因爲 DNA 更穩定。

DNA 是非常穩定的分子，已經可能從骨骼化石中取出 DNA。Svante Paabo 正在進行項目，爲原始的列尼安德特人基因體排序，已經得出尼安德特人序列的重大部份。DNA 是非常穩定的分子。在 DNA 中，每基因的突變率約爲百萬份之一；這像是減數分裂。每一性狀的突變率約爲 10^{-3} 至 10^{-5}。每一原核基因體的突變率約 10^{-3}，每一真核基因體是在 0.1 和 10 之間。

在大型國際會議中我聽過美國國立衛生研究院的 Frank Drake 演講。Drake 走到黑板前，在黑板寫下 10^{-3}，他的演講是關於原核生物的突變率。他談這個數字談了 45 分鐘左右，沒有投影片，沒有別的，他只是興致勃勃地談論所有病毒和細菌似乎大致集中在每基因體的每代變異率；這是非常有力的跡象指出這是最佳速度，數以千計的物種已集中在這速率。

我問他這偉大的演講爲何沒有任何投影片，他說在飛機上丟失了，這已發生了十次。沒有投影片，他說得那麼好，此後他改用這方法。因此，去年年初在這課程，我試圖在講課時不用投影片。學生百分之九十不喜歡，百分之十喜歡。所以，這一班還是有投影片。

人類有什麼突變率？在座各有約四個是雙親沒有的新突變，約 1.6 個有害的突變。在座約有一百人，意味著這課室有一百五十個有害的新突變是這一代獨有。

突變在哪兒發生？在男性發生五十倍高於女性。這有很好的生物理由。在受精卵形成與生產精子之間，細胞分裂是多於在受精卵形成與生產卵子。在人類和哺乳動物發育，卵子大概是在胚胎發育第三個月停止，到了這時刻，在座女生的卵巢約有七百萬個卵子。

自那時起，因爲**卵母閉鎖** oocytic atresia（殺死了卵母），卵巢的卵子減少了近七百萬。女生開始月經時，卵巢約有一千五百卵子，從七百萬減少至一千五百。在出生時，已經從七百萬減少到一百萬，在出生前已損失了六百萬。這似乎是質量控制機制，確保存活的卵母細胞基因有非常好的狀態。

有非常，非常不同類型的生物學影響卵子和精子的產生；女性有突變屏幕，男性沒有。結果就是老年男性的精子有更多突變，突變存活的時間較長。

重組

對在種群中積聚的突變變異，**重組** recombination 做了什麼？假設有十個基因，每一個基因有兩個對偶基因，各自在不同的染色體。即是這十個染色體的十個基因可以得到 3^{10} 個不同的受精卵。第一個基因有三個基因型組合：AA，Aa，aa。第一個基因可以做三件事。第二個基因可以做三件事。第三個基因可以做三件事。有十個基因。因此，彼此相乘得出不同組合的數目；如它們都是在不同染色體獨立排序，這將產生 59,000 個不同受精卵。

如果一個真正的真核基因體可自由重組（人類沒有）和無限互換（人類沒有），受精卵的可能數目大約是 $3^{15,000}$ 或 $3^{50,000}$，大概是這規模。宇宙中的基本粒子數目只有 10^{131}。我們談論的數目是不可思議的大。這即是說，在整個演化過程中，體內基因可能有這數量，但一直沒有實現。遺傳空間有很大部分還未探討，只是因爲地球沒有足夠時間讓這麼多生物存活。

可以看到獨立的各種染色體自由重組。這比互換容易，因爲染色體上的基因有距離，互換較頻繁；如基因接近，較少有互換。很多物種的染色體數目曾經有演化。



我以前提到蛔蟲。蛔蟲是生活在脊椎動物腸道的線蟲。有存活在狗的蛔蟲，有存活在人體內的蛔蟲，只有一個染色體。所以，這是極限，只有一個染色體。有些物種有數百個染色體。甘蔗有大約一百一十個染色體。[50]

物種的染色體數目在演化，而演化是頗爲動態。實際上，單一物種的一些種群與這物種的另一種群有不同的染色體數目；當這兩個種群的個體交配，其後代往往有發育困難，因爲染色體數目有差異。丹麥家鼠有這樣的差異。丹麥有一個地點有這樣的雜交地帶，在雜交地帶這一邊的家鼠有困難應付雜交地帶另一邊的家鼠；同一物種，但有不同的染色體數目。

家鼠有不同染色體數目，似乎出現在上一次冰期，它們來自不同地方重新霸佔北歐。一些來自西班牙，一些來自希臘，相聚在丹麥，然後遇上這問題。

---

[50] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/7/7e/Ascaris_lumbricoides.jpeg/250px-Ascaris_lumbricoides.jpeg

互換也產生了很多的遺傳多樣性。互換的數量可以調整。**倒置** inversion 可阻止互換。翻轉一大片染色體，讓染色體中間的基因序列顛倒；在這染色體部份，倒置產生機械困難。在染色體緊靠排列時，這改變了染色體的形狀，抑制在減數分裂過程的互換。

這恰好是有用的方法：把一大堆真正有相互作用的基因，在組合中相互鎖起來，使它們不重組。這已經有發生，被認爲是不少昆蟲的重要演化。

要多久才留意到已經關閉了演化？

智力遊戲：如關閉了有性種群的突變，會發生什麼事？當然是不能真正做到這一點。如只是觀察種群演化的速度，要多久我們才會留意到已經關閉了演化？

答案頗爲有趣。我們可以揮舞魔杖，令一個中等規模的有性種群徹底關閉了突變，這種群常有的遺傳多樣性會重組，導致產生基因這麼多不同新組合，需要大約一千代之後才會留意突變已關閉。

講座開頭提到突變是所有遺傳多樣性的源頭。但是，一旦突變和演化已持續一段時間，種群已建立這麼多的遺傳多樣性，其實可以關閉突變，而演化將持續相當長一段時間。在一千代之後才會失去動力和停止，需要很長一段時間。

遺傳變異的研究

遺傳從何而來？遺傳變異從何而來，又有多少？這在過去五十年引發很多研究和爭議。1965 年前，有**野生型** wild type 的概念。

人類基因組單體型圖(HapMap)

- 動機：把疾病與常見基因變異聯繫
- 涵蓋人類基因組，至少每 5 kb 有 1 SNP（單核苷酸多態性）
- 分析 269 人在 10 500 個 5 kb 區域的全部變異
  - 尼日利亞 90 名 Yorubans（30 組父母子女）
  - 美國猶他州 90 人（30 組父母子女）
  - 中國北京 45 人，
  - 日本東京 44 人。
- 基因體是以區段來安排，每區有 30-70 SNP
- 可利用標籤 SNP；需要 260,000-474,000
- 方法：使用標籤 SNP 的排序或芯片
- 結果：
  - 單核苷酸多態性與疾病相關聯
  - 部分基因組顯示最近選擇的標記

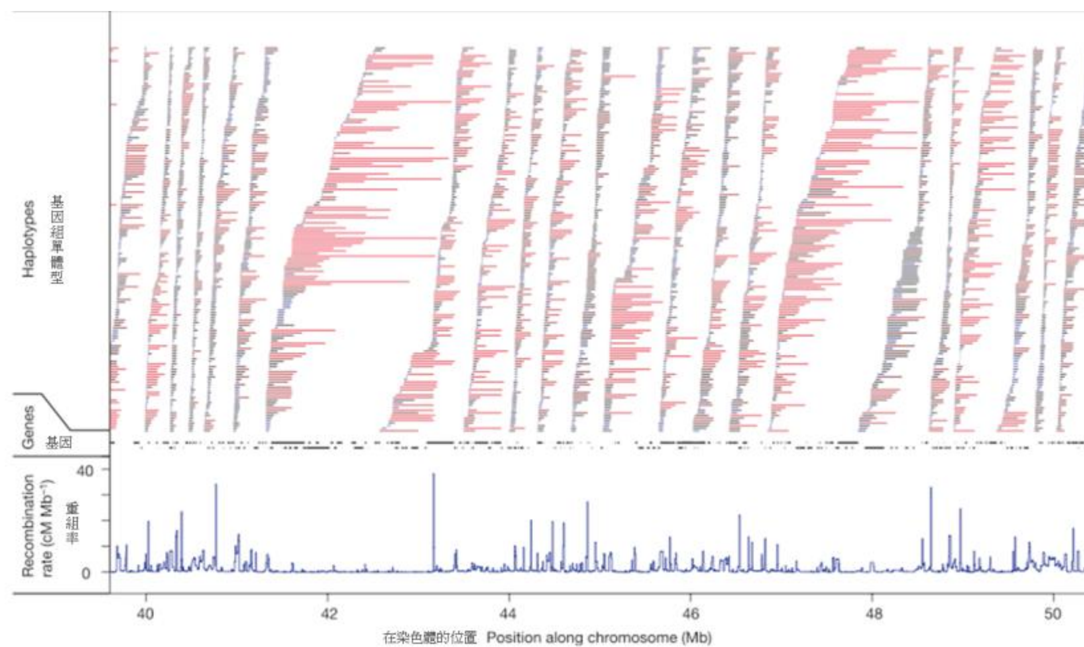
1965 年後，有了**電泳** electrophoresis，以及 Clement Markert, Dick Lewontin 和同事 Hubby 研究的影響，我們認識到有很多分子變異。以往的概念認爲每物種有一定的基因類型已經站不住腳。世上生物有數目龐大的不同基因體。自 1995 年以來，我們得出很多 DNA 序列變異，現在有了**基因體學** genomics。

我想用一些在過去四年才有的東西來說明基因體學的影響。HapMap 計劃是在人類基因體已排序之後進行的，動機是試圖找出疾病與常見遺傳變異的關係。順帶一提，這計劃的結果是基因的作用通常不是很大，通常只是變異的 2-3%；但這是另一回事。有了人類基因體，很明顯可以尋找在基因體中有單核苷酸的地方，這是因人而異的，被稱爲**單核苷酸**

多態性 single nucleotide polymorphism。要做到這一點，HapMap 計劃檢視 269 人，詳情見圖片資料。

在每區段中，或說是在 DNA 少見重組的部份，大約有 30 到 70 個單核苷酸多態性，這即是說可以設計一個基因蕊片剛好測試到有足夠的單核苷酸多態性，用來標記某人是具有這特別的 DNA 區段。現在有了這些基因蕊片，我們已經發現有一些單核苷酸多態性與疾病相關聯。可以看到有部分的基因體顯示最近選擇的標記。

人類基因組單體型圖譜



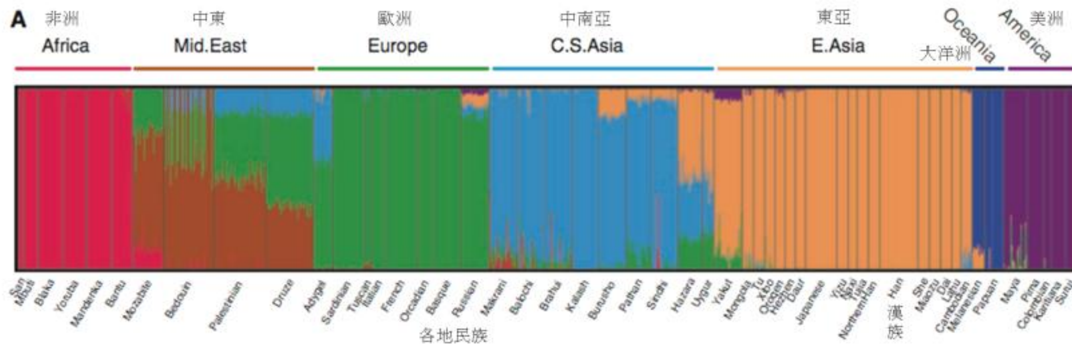
Altshuler et al. 2005. A haplotype map of the human genome. Nature 437: 1200-1320

重組率，基因組單體型長度和基因位置的關係。重組率（藍色）單位是 cM Mb-1。在基因密集的 19 號染色體，在其重組樣本（橫條）和基因（黑條）中頻率至少有 5%的非冗餘單體型；橫條是單體型，顏色代表可測的重組事件數目：紅線是多事件，藍線是少事件。

這是 19 號染色體一小段：從第 40,000,000 至 50,000,000 個鹼基對。黑色小點是在這染色體部份的所有基因；利用單核苷酸多態性，可以識別某人有這並不頻繁重組的 DNA 片段。會發現它們實際上是在重組率相當高地方之上排列。因此可以看到圖表上面部份的分裂，顯示重組率相當高的地方。

HapMap 涵蓋整個基因體的所有 23 對染色體，圖片只展示一個染色體很小的部分。已確定人類基因體有 65 萬個這些區段。

泛基因組的變異模式引伸的全球人類關係



Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

A 圖的直線代表個別人士，其長度等同他（她）與不多於七個血統組群相關的血統系數。直線以顏色區分地理。研究「人類基因組多樣性計畫」中五十一個人口群體的 928 位互無關係個人的六十五萬個常見單核苷酸多態性基因座。利用極高解像可以偵測個別人士的祖傳和人口群體子結構。單體型異合性和地理之間的關係，符合撒哈拉以南非洲單一源頭的接連奠基效應的假說。這數據庫是人類基因變異當今最完整的定性。

單體型：一對雙倍染色體的任一單倍體上的標記線性組合。

單核苷酸多態性(SNP) ：在單一位置的 DNA 其兩股之間的差別。這差別要符合作爲 SNP，慣例要求次對偶基因頻率(MAF)是 0.01 或更大。

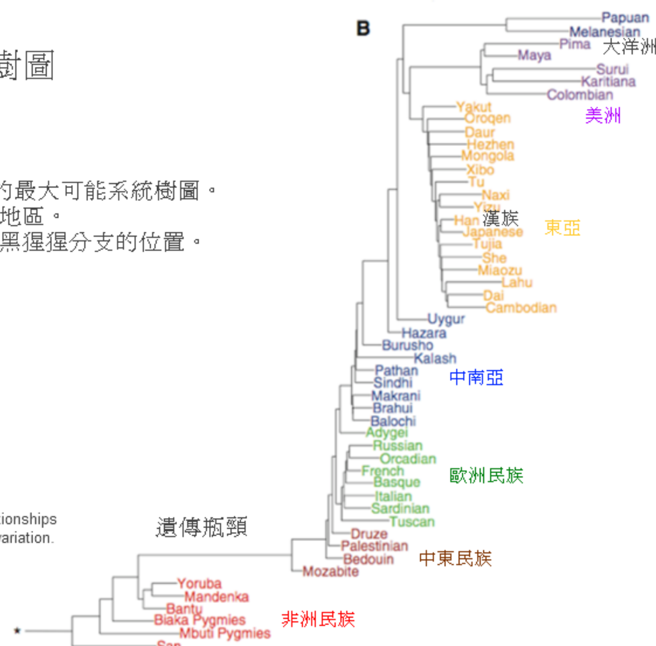
三年後，研究小組採樣五十一個人口群體的 928 人，看看有多少**單體型** haplotype 多樣性。單體型是有一些具體核苷酸多態性的區段。這 Y 軸有 65 萬項。當然，它們是融合在一起，很難看得到。X 軸有 928 人安排在這裡。這是地球上人類遺傳多樣性的樣本。可以看到有相當多不同的顏色。

利用這圖表和使用系統發育分析的工具，找出這組數據的歷史結構，答案就是這樣：可以看到大約在十萬年前人類在非洲出現，然後人類在全球範圍擴大的非常漂亮遺傳痕跡。

血統和人口系統樹圖

B圖是五十一個人口種群的最大可能系統樹圖。
分支的顏色代表各大洲和地區。
＊號是系統樹的根，也是黑猩猩分支的位置。

Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104



人類在中東暫停了一段時間，然後各散東西。直到大約五萬年前，人類還在中東，然後有一批進入歐洲，其他人拆伙去了亞洲。大約四萬年前，人類去到巴布亞新幾內亞和澳大利亞；大概在一萬五千至二萬年前，一群人橫過白令海峽來到北美，成爲印第安人，然後另一批人去了東亞。遺傳變異的歷史有龐大的信息。

任何種群可以保存這麼多的遺傳變異，有四個一般的理由。教科書告訴大家，幾乎任何物種的野生種群也有大量的遺傳變異，就像人類。只是人類的遺傳變異比幾乎任何其他物種有更好的分析。現在對地球上的任何物種都可以做出同樣的東西，因爲這樣做現在更便宜。

「選擇」和「漂變」可以解釋遺傳變異的保存。有很長一段時間，演化遺傳學有爭論選擇或漂變是否解釋眼前所見。這似乎並非有價值的問題。在任何具體案例，很難回答眼前所見的模式是由於天擇的歷史，或是由於漂變的歷史。兩者都能夠產生相當多的模式，而這些模式重疊。

如果詳細研究一個非常具體的案例，可以爲選擇或漂變定出領導的角色。例如，可以找到人類染色體一部分有選擇的標記，表明有一個基因也許受到特定疾病的影響，這已經做到。就地球上所有物種，要找出究竟選擇或漂變那一個是更重要的概括答案，也許是不現實，也不是繞有成果的研究工作應做的事情。

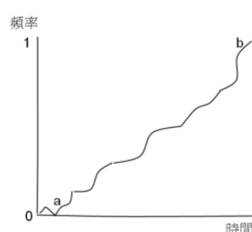
保持遺傳變異的力量

有四種情況原則上可以保持遺傳變異。突變與漂變之間可能有均衡，突變與選擇之間可能有均衡，可能有雜種優勢或過度顯性（雜合子有優勢），也可以是負頻率依賴（罕見型有優勢）。

事物保持均衡可能爲時甚長，相對於它們有動態變化的時期；這似乎是演化的信息。但對於這保留基因變異的特別問題，我們對這些時期真的所知不多。選擇可以來來回回；種群可以看來是停滯，但內裡有事情發生。這問題實在是沒有答案。

就免疫基因而言，我們知道人類與黑猩猩有共同的某些基因多態性。似乎在約五至六億年前，人類和黑猩猩形成物種時，已經爲了抵抗疾病而形成這些東西。因此，遺傳變異有五至六億年的歷史。不是有太多的情況我們知道是這樣的，但外間可能有更多，只是未被發現。

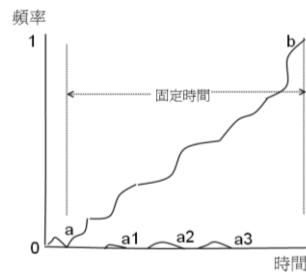
少許術語。突變的**固定** fixation 機率，是變異在種群中傳播和固定的機率。這等於它在任何時間點的頻率。固定時間就是需要多久才能在後代中固定。早前我在黑板寫下這些意念，我想再探討，因爲稍後會再提到。



直軸的頻率可以從 0 到 1，橫軸是時間，可能有幾千代。進入種群時，大多數中性對偶基因的命運是短暫提高頻率（a 點），然後漂變走了。它們的固定可能性很低，因爲它們首先出現時是很罕見，最終固定的機率是直接等於其頻率。因此，在大種群中，大多數突變消失。但偶

爾有突變在漂變時，頻率達到 1（b 點），就會固定下來。

因此，固定機率是所有可能發生的突變，其中大部分漂變走了(a1, a2, a3 等），b 路徑的一個固定下來，機率很少小。



固定時間是這過程發生需要的平均時間，是許多這樣事件的平均值。這圖片只是刺激思維的圖片，不準確不具體，因爲這表達許多不同的基因，在基因體所有不同的可能地方發生。

中性對偶基因的固定率只是等於突變率，不取決於種群規模。固定機率等於目前的頻率。新突變的固定機率有 1/2N，有 1-1/2N 機率會丟失，即是大多數丟失。N 是種群規模，是大數目。

因爲種群的基因有 2N 個，如變異率是 mu，這即是說每一代有 2mu 個新突變，每一個突變的固定機率是 1/2N。因此，新突變的固定率約爲 2mu x 1/2N，這等於突變率，即每基因是 10^{-5} 至 10^{-6}，也就是說每一中性基因的分子時鐘滴答作響，每十萬代有一次至每一百萬代有一次。

固定率不取決於種群規模，這是因爲突變在種群中發生的機率取決於有多少生物。你可以想像所有基因體是捕捉突變的大網：網越大，一代之中有更多突變；這只是正好彌補固定需時較久的事實。種群越大，過程需時越久。但種群越大，更多這些東西實際上是通過而固定。這兩件事完全互補。

在小種群，大部分突變都丟失。那些達到固定的少數，很多就固定下來；在大種群，有更多新突變固定下來，但每一個需時較長。以整個基因體而言，這些事物互補，而固定率不取決於種群規模。在整個基因體中固定的分歧數目不取決於種群的規模。

演化遺傳學有一個技術性的概念，稱爲**有效種群規模** effective population size，這是隨機交配種群的規模(Ne)，不會隨時間改變，其基因動態會匹配考慮中的真實種群。我們知道這些假設有很多例外。沒有隨機交配的種群，會隨著時間而改變等等。如何採取真實種群，然後轉換成實在是很容易計算的東西？

有辦法這樣做。要考慮的因素：家族規模，近親繁殖，種群規模的差異，以及在孕育中兩性數目的變異。爲了說明，也讓大家理解有什麼影響，看看北美洲的牛。

北美洲約有一億母牛，平均由四頭公牛利用人工授精。四個頭公牛人工授精一億母牛。從遺傳學上講，這種群有多大？只是 16。通過限制某一性別在非常小的數目，我們限制了基因可以傳給下一代的途徑。通過限制雄性在小數目，我們偏袒基因根據這樣一些過程會固定的機率。

雄性(Nm)一方確實是小種群，完全超出了有一億雌性(Nf)的事實。仔細想一想，其中一個基因每一次經過雌性傳到幼兒，長大成爲下一代；代代相傳，這是回歸種群的雄性一方。這些已開發的公式方便我們在信封背面快速，有效計算這複雜局勢：

$1/Ne = 1/4Nm + 1/4Nf$ 或 $Ne = 4NmNf/(Nm+Nf)$.

如有四名雄性和一億雌性，有效種群規模是 15.99999936，極爲接近 16。

計算北美的牛的遺傳漂變是如何持續。它們是小種群。

這是突變–漂變均衡的基礎。在種群中，在突變–漂變均衡中，遺傳變異的數量只是基因正在通過它的快照。要是回到這圖片，要是在此過程中投入更多基因，要是我請大家在任何時候爲種群取樣，你會採取在某時某刻的樣本，看看有多少基因，有多少是在通過。

保留遺傳變異機制的第二可能性，是變異和選擇之間的均衡。突變把事物帶進種群。選擇從中拿走。如果單倍體種群有 N 個「個體」，變異率是 mu，每一代就有 Nmu 個新突變。主要概念是如有突變選擇均衡，放進去的數目等於拿走的數目；就是這樣維持在種群中均衡遺傳變異數量的機制。

如果突變個體比非突變個體有較低的適應，如 q 是突變體的頻率，那麼天擇會在每一代拿走 NSq 個突變體。在均衡狀態，走進來的數目相等走出去的數目，這就是突變率的均衡頻率除以天擇的系數。非常簡單的結果。

同一思維應用於雙倍體種群，得出的均衡頻率會是突變率的平方根，除以隱性子的天擇；單倍體的顯性子是同樣的情況。有一些這方面的例子。

有一些罕見的人類遺傳疾病，如苯丙酮尿症 phenylketonuria，即是無法代謝苯丙氨酸 phenylalanine。在白種人和華人，頻率約爲二十萬分之一，可能是在天擇變異的均衡。它是低頻率，但是在種群中存在。患者有天擇性劣勢。它不斷突變又回來，而且不斷被選取。結果是均衡的，這是相當罕見。

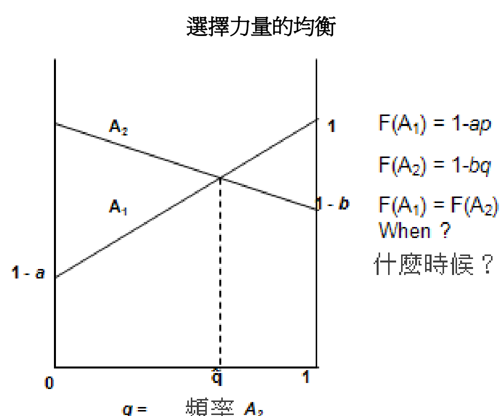
在大自然種群保留天擇的第三個機制，是選擇性勢力的均衡，也就是說，雜合子是優於兩個純合子。這是一個著名的典型案例，有趣的總是在這背景中討論，因爲很難找到更多案例。鐮狀細胞性貧血 sickle cell anemia。

基因型	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
相對適合度	1	1-h	1-hs
均衡時	$p = (1-h)/(1-2h)$ $q = 1- p = h / (2h-1)$.		

正常的合子可以抵抗瘧疾，而鐮狀細胞貧血純合子是沒有活力和生病的，建立了這樣的相對適合度。這個 h 實際上是負數。雜合子的適應度會高於每一純合子的適應度。均衡頻率會是 P 質數等於 p；換句話說，下一代的頻率是一如這一代的頻率。

在什麼頻率會出現這種情況？能夠滿足這些小方程式時就會發生。有趣的是已經沒有選擇系數。均衡頻率不取決於選擇壓力，它是取決於雜合子表達基因的頻率，因此是依賴雜合子優勢。

實際情況比這更複雜。有幾個這樣的鐮刀對偶基因正在改變頻率。均衡假設並不真正適用於大自然，但確實粗略說出預期會有多少，只要鐮狀細胞性貧血患者遷出有瘧疾的地區，過一段時間對偶基因會在種群中消失。

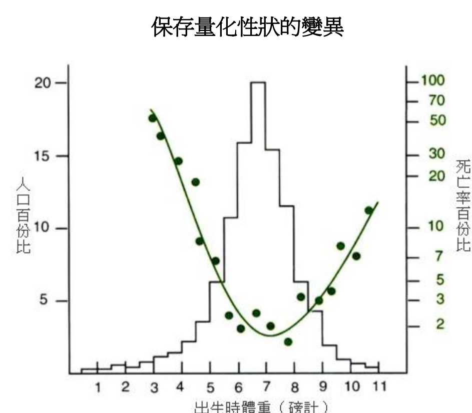


第四個機制是選擇力量的均衡；例如，當 A_2 是 0，A_2 有很高的適應度；因爲根據這一公式，頻率增加，適應度降低。A_1 的頻率只是沿著這軸線反轉。A_1 有高頻率時，適應度低，低頻率時有高適應度。A_2 在低頻率時有高適應度，高頻率時有低適應度。因此，兩者都是罕見時會做得更好。從這圖表可以直覺得出：在均衡時，它們的適應度完全一樣，停止改變。

類似事情有一些有趣例子。一個是 Ronald Fisher 的經典論據：爲何 50:50 的性別比例是如此普遍，爲何許多種群是雌雄各半。偏離以上的是頗爲有趣。在演化穩定策略中有這種事情發生，這是演化賽局理論解決許多問題的方法，在某些情況下，也被稱爲納什均衡，在經濟學和政治科學中也是很重要。

免疫系統有大量遺傳變異，原因可能是依賴頻率的選擇；病原體抗性基因是罕見的話，就取得優勢，因爲當它們是普遍的話，病原體會演化進入它們。它們或多或少是易受攻擊的目標，是一個穩定的演化目標。

不過，由於它們變得越來越普遍，越來越多病原體演化進入它們，生物的病情加重，罕見的有優勢。然後，隨著它們的頻率開始增加，同樣的過程發生；同樣的過程再次繼續，在一段時間後就有數以百計的基因，每個基因在低頻率都有優勢，沒有一個是在高頻率有優勢。



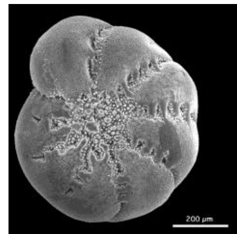
因此這是非常重要的機制，在自然種群中保存遺傳變異，包括人類。看看數量性狀，如出生體重：這有一個典型例子。這是 1950 和 1960 年代在美國出生的嬰兒，這是不同體重的嬰兒的死亡百分率。可以看到有穩定的選擇發揮作用，把出生體重穩定在 7 磅左右，這數字的周邊有變異。爲何周邊有變異？爲何不是所有嬰兒出生都有最佳的體重？這是重要問題。實在有兩個答案。

一個是母親與嬰兒，以及父親與母親爲了應投資多少在嬰兒而彼此有演化的利益衝突，而這導致一些變異。還有突變–選擇均衡。因此，這性狀可能是由數百個基因決定；每基因突變進入種群，每個基因有突變–選擇均衡；數百個基因相加起來，就得到相當廣泛的變異。當然，其中一些變異也是由於環境的發育效應；在懷孕期間，母親改變飲食和她的其他生理狀況。

總結一下。遺傳變異的起源和保存是關鍵問題；突變是源頭。重組有巨大的影響。自然種群有大量的遺傳變異。記住 HapMap 計劃的數據是關於人類，是關於你的單核苷酸多態性與他人的差異，以及自從我們離開了非洲，你是如何與有類似歷史的他人共有這一切。

有各種機制可以解釋這變異的保存，主要是突變和漂變之間的均衡，突變和選擇之間的均衡，以及某種均衡選擇，或是雜交或依賴頻率的選擇。許多數量物質的變異：人類出生體重，人體尺寸，運動成績，許多其他事情，可能是由突變–選擇均衡以及其他因素所保存。下一次談發育和演化的作用。

第七講：發育對演化的重要



51

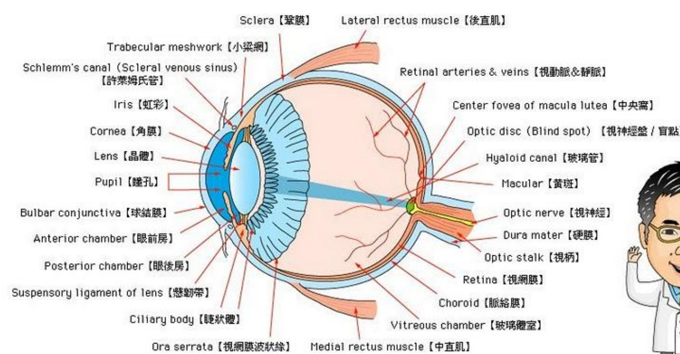

52

今天介紹發育在演化的作用。想像身處單細胞細菌之內，會驚嘆它是這麼複雜，內裡有太多東西。例如，右圖是在 2010 年發現，生活在地中海海底的無氧呼吸鎧甲動物門(Loricifera) 單細胞生物。

除非是多細胞生物，否則不會有發育。多細胞生物體內有許多信號通路，這是多細胞生物傳遞和綜合信息的方法，與單細胞細菌內的整個畫面同樣複雜。

基因型—表現型關係

多細胞生物體內的複雜階層層次和信息綜合，有兩種規模。基因信息配上**基因型** genotype 的結構，稱爲**基因型–表現型關係圖譜** genotype-phenotype map，逐一剖析各種複雜性，產生我們可以理解的東西，那就是整個生物。基因型–表現型係圖譜的另一名稱是「**發育** development」。今天向大家展示從這幾乎無法想像的複雜性，信息的二階層規模，生物學家已經能夠提取有趣的簡單規則，表明演化有一些大規模的模式。



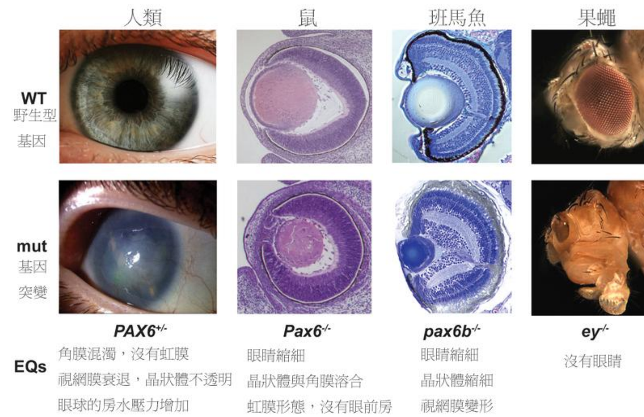

53

---

51 Elphidium excavatum clavatum. 圖片：http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Elphidium_excavatum_clavatum.jpg

52 http://www.clusterflock.org/wp-content/uploads/2010/04/loricifera.jpg

53 圖片取自 http://harvardvision.pixnet.net/blog/post/4549396



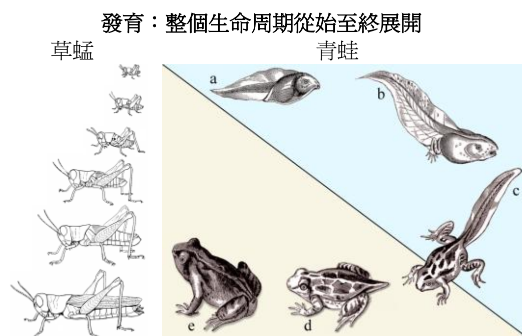
[54]

（譯註：補充兩張插圖，說明眼睛的基因型–表現型關係。）

然而，任務還未完成；二十一世紀生物學基礎研究最緊迫的問題，可能是了解基因型–表現型關係圖譜，或是概括了解發育生物學。本學系的一些最好教師和全球各地一些最優秀的科學家都投身其中。這是一個基本問題。今天的講座希望你記住，在微演化和宏演化兩方面，這都是重要的。

今天談論的模式是相當大規模，更爲宏演化，下一次談論反映宏演化歷史，但對微演化有直接後果的種群模式。因此，發育並不簡單。發育規模大，時間長，產生了模式；隨著每一個體長大成爲成體，發育在一代中以非常，非常短的規模進行。

發育



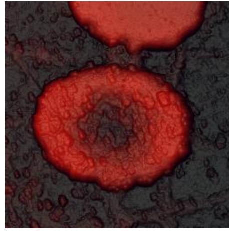
發育不是只關乎從卵子產生成體，而是整個生命週期的生活：從配子的形成到成體，成體經歷所有的變化，直至死亡和產生下一代。發育是指整個生命週期，而演化塑造整個生命週期。

十九世紀生物學的一項非常重要發現，是所有生命是由細胞組成，可以有不同的安排。偉大的波蘭科幻小說家 Stanislaw Lem 的有趣科幻小說 Solaris，提出生命不是由細胞組成的概念。例如，假如整個海洋是一個生物又如何？但我們知道地球上的生命不是這樣。

在我們的星球，生命全是由細胞建立，這即是說發育的問題是細胞之間溝通的問題。細胞的設置都是爲了發出和接收信息。細胞表層有細胞粘附分子，產生信息分子、荷爾蒙以及其他外銷的信號分子。信息是用來改變細胞的命運。

---

[54] 譯自 http://en.wikipedia.org/wiki/Genotype-phenotype_distinction

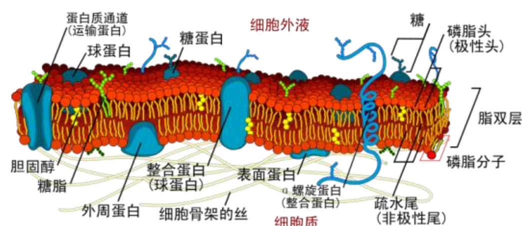


人體內的每個細胞都有用以建造個體的所有信息，幾乎每一生物都是如此。人體內的唯一例外是紅血球細胞（左圖[55]），沒有任何細胞核，所以也沒有任何 DNA。但在所有我們知道的其他生物，除了人類紅血球的少數例外，所有信息都包含在所有細胞，這即是說發育只是編輯的問題，只是確定在正確地點正確時間開啓信息。因此，發育的演化是在生物的框架內，在時空中塑造這些模式，以產生一些有作爲的東西。

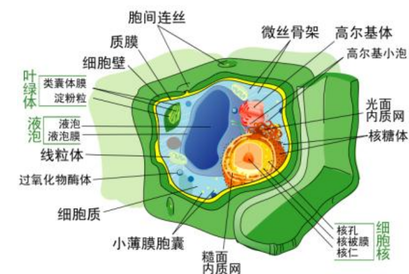
在演化中，發育做了一大堆東西。其中重要的一個是在生物生產個體的過程中，對塑造天擇可以選用的變異有強大的作用。因此，某一生物分享的發育機制確定只會產生某些種類的表現型；在這些表現型中有許多變異，但這只是表現型空間的小部分。

這是形態上看到生命樹的原因。這是狗看起來像狼的原因。這是人類看起來像黑猩猩的原因。這是鳥看起來像鳥，我們稱之爲鳥的原因。這是因爲它們共享的發育途徑是從祖先繼承而來，已經制約了一系列天擇可以選用的表現型。

發育有另一重要事情。可以設想軀體是由工程師生產的，但在演化中不是這樣架構的。真正的一回事是基因利用當時可用的材料來建造生物，然後有演化記憶和控制系統：演化記憶記錄所選用的材料，控制系統利用這些材料用來塑造表現型。以下是一些例子。



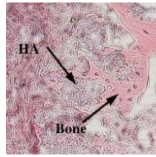
細胞膜又稱質膜，是細胞表面的被膜，其厚度通常爲 7～8nm。半透性或選擇透過性，是細胞膜最重要的特性之一，即有選擇地允許不同大小的物質通過擴散、滲透和主動運輸等方式出入細胞。細胞膜上還存在激素的受體、抗原結合位點和其他細胞識別的位點。[56]



植物細胞的細胞膜之外，還有細胞壁。其細胞壁主要成分有纖維素和果膠，它的功能是支持和保護、防止吸水而破裂和維持細胞正常形態。植物細胞最初的細胞壁是很薄的，稱爲初生細胞壁。[57]

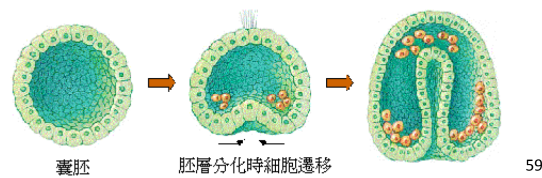
第一例。**細胞膜** cell membrane 是脂質雙層膜，實際上是了不起的器官，內有各種特殊管道，有濾器讓特定的東西進出。這已被演化重大修改。只是利用基因體的 DNA 序列，得出可以建設細胞膜的反應體系，這是不可能的。所有已知的細胞膜實際上是利用已有的細胞膜爲模板，以生物方法構造。換句話說，細胞膜本身是信息傳遞分子。

[55] http://www.parkafm.com/upload/gallery/RBC.png
[56] http://baike.sinology.cn/xgx/index.php?doc-view-379
[57] http://baike.sinology.cn/xgx/index.php?doc-view-379



第二例是骨骼。製成骨骼製的材料稱為羥基磷灰石 Calcium **Hydroxyapatite** (HA) ，是磷酸鈣材料。羥基磷灰石有以下方便的特點。把羥基磷灰石置於壓力之下，它會順著壓力的方向加強自身。這即是說，基因沒有偵測壓力的傳感器系統，不用擔心順著壓力的方向如何加強骨骼。只是說：「我用羥基磷灰石做成骨骼，然後嬰兒第一次開始溜走，用腿走路時，臂骨順著壓力的方向會加強。」[58]

修飾基因 modifier gene 會利用這些來建立蛋白質分子，順著壓力的方向加強骨骼。但有關壓力來自那一個方向的最初信號是茫無頭緒。這是來自羥基磷灰石的生化特性。



[59]

第三例是三層胚層分化 gastrulation [60]。脊椎動物胚胎以及許多其他胚胎成長時，會成長為一個囊胚 blastula，後來變成細胞的中空球，當這個中空的細胞球形成胚層時，已有數以千計的細胞。可以想像是小小的脈衝籃球，一個小小的脈衝球體。讓這東西發育到一定規模，細胞內肌動蛋白的壓力會導致它自發內縮[61]，會形成一個酒窩，就像用拇指按它。

這種情況是自發的。不是基因要說：「我要建立機制形成原腸。當囊胚變成了原腸，當中空細胞球變成有酒窩的東西，然後形成三個細胞層，可以用來製造肌肉，骨骼，皮膚，腸道和所有這類東西；出現這種情況時，這是免費的。」這只是不斷擴大細胞球的肌動蛋白絲的張力。

因此，構成生物的生物材料的一些性能意味著基因一方面沒有完全控制表現型，另一方面卻從材料中得到一些 DNA 序列沒有指定的東西。

那麼，發育是如何適應？以下是真的大比例消息。稱之為生態和行為的生物學科，實際上是研究新生生物的世代減少，至存活下來生殖下一代的過程。生態和行為實際上是研究天選的力學，也研究很多其他的東西。但這就是研究的層次。

遺傳學通過 Hardy-Weinberg 定律把父母一代的基因型改變，通過天擇在基因型發揮作用，通過剛才快速討論的所有這些東西。遺傳學把父母一代的基因型改變成為後一代的基因型。因此，遺傳學是關於信息傳輸。喜歡電腦的人，遺傳學都唸得相當不錯。

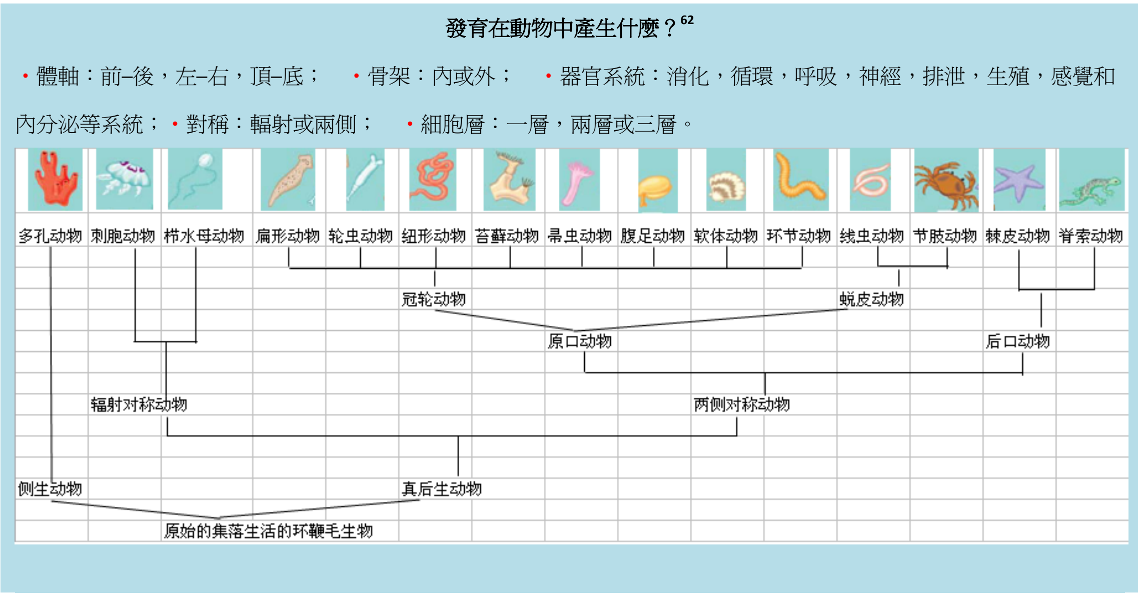
要有什麼的發育能夠從基因型拿到信息，把它映射到表現型的材料。可以想像發育是很大的傳導機制，利用信息並轉化為材料。在這個過程中，發育限制了表現型的外貌，因此基因體的

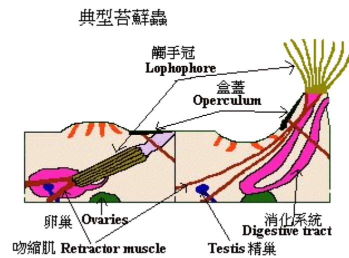
---

[58] http://www.wcaslab.com/gif/HA-bone.jpg
[59] 取譯自：http://www.palaeos.com/Invertebrates/Lists/Images/Gastrula.gif
[60] 譯註：gastrulation 較為慣常的譯法是「原腸作用，原腸化，原腸胚形成」等等，不及「三個胚層分化」容易明白。
[61] 譯註：由外層的細胞直接向內凹陷

DNA 序列不會產出每個可以想像的表現型，只有一定範圍。蒼蠅會看來是蒼蠅，羊會看看來是羊，水仙花會看來是水仙花。

看看發育已經能夠生產的東西，它大規模生產了一些非常基本的東西；比較一下生物主要群體的軀體規劃，就可以看得到。

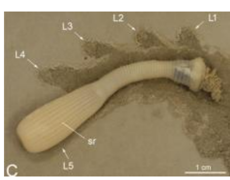




63


64

苔蘚蟲 bryozoan 是一種苔蘚動物，創造了美好的外骨骼，可以在熱帶珊瑚礁找到它們。右圖是苔蘚蟲的多個物種。



曳鰓蟲（鰓曳虫）priapulate 是阿曳鰓動物；這深海蠕蟲有觸手，躲在洞穴，看起來像陰莖。[65]

62 譯註：這不是耶魯大學原教材的投影片。類似示意圖錄自維基共享資源。
63 http://www.earthlife.net/inverts/images/others/bryozoan.gif
64 http://files.myopera.com/nielsol/blog/variety-of-form-in-bryozoan.jpg
65 http://geology.gsapubs.org/content/38/8/711/F1.large.jpg



緩步類動物 tardigrade 又是什麼？緩步類動物是小小的水熊蟲，們看起來有點像昆蟲或甲殼類動物，非常細小，非常可愛。[66]

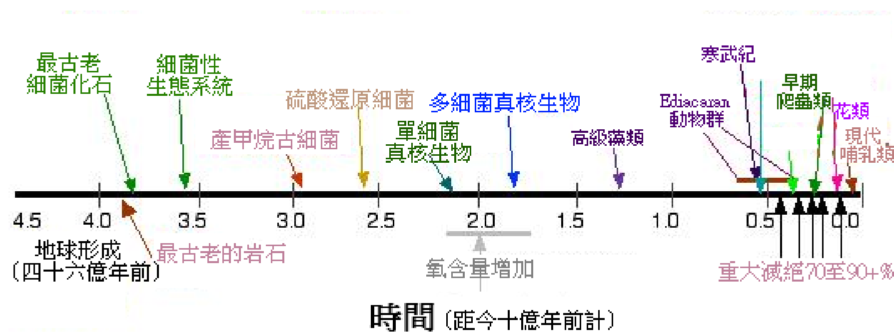


67

節肢動物 arthropod 有什麼？有連接肢體的就是節肢動物。



鬚腕動物 pogonophoran 是蠕蟲的一「門」，生活在沙子，是活化石，四億年來沒有真正改變形態。因此有很多大時間尺度的東西。[68]



69

這是動物界，分成這些組別。給大家一點時間線，這是約六億年，七億年—兩側對稱動物，六，七億年前。很多事情發生真的很快，從這一點到那一點只有約一億年。這一點還是五億年

66 http://www.astronoo.com/images/images_articles/tardigrade.jpg

67 http://3.bp.blogspot.com/__O29w0Ft1h0/TGRN2MzArSI/AAAAAAAAH3s/z_zK4BeVyXY/s400/arthropodphylogeny7.gif

68 http://www.gregboettcher.com/as/science/classification/images/pogonophorans.jpg

69 http://www.cbs.dtu.dk/staff/dave/timeline.jpg

前。這是大時間尺度的東西。刺胞動物門和櫛水母在前寒武紀的軟泥形成生痕化石。它們在一億年前已存在，但不確定有多早。

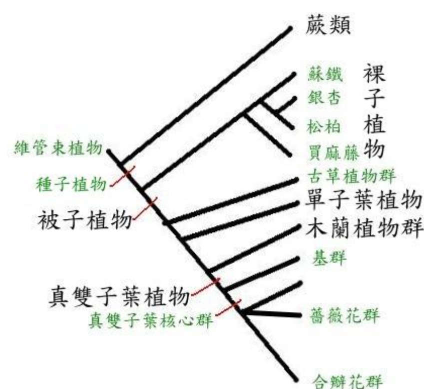
看看多細胞生物形成時發生什麼事，一個分支成爲動物，這就是發育能夠產生的東西，可以產生**軀體軸** body axes—正面和背面，左／右，產生骨骼，器官系統，對稱性和細胞層；計算出共同的一般機制使發育能夠生產這些東西，然後演化是如何調整它們，使它們在這些不同群體中有所不同；這就是演化發育生物學。

這些群體有一些大型和顯著的差異。例如，這群體有外骨骼，這群體有內骨骼；這根本上制約了增長，大小和各種事物。

發育在植物中產生什麼？[70]

分生組織根軸，木質部和韌皮部，木材，分枝

模式，種子（赤裸或覆蓋），葉和花



對植物有什麼作用？這是植物世界非常粗略的圖示。順帶一提，我本想使用比這一個更爲複雜的植物世界圖示，但這個是公開的，沒有版權。所以，你們植物生物學家擔心植物世界的圖示，這是非常簡單。

[71] [72] [73] [74]

---

[70] 譯註：這不是耶魯大學原教材的投影片。類似示意圖錄自 http://163.20.88.129/plant/plantB.html。

[71] 蘇鐵 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1f/Encephalartos_lebomboensis_-_Lebombo_cycad_-_desc-fruiting_stalk.jpg

[72] 銀杏 http://www.plantsystematics.org/users/temp/toupload6/Ginkgo_seeds10.jpg

[73] 杉 http://www.trees1.com/images/cork_bark_fir_branch.jpg

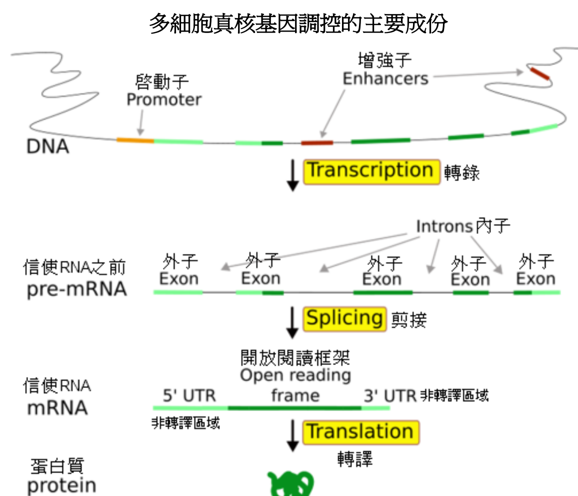
[74] 百歲蘭 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0c/Welwitschia_mirabilis(2).jpg

基本上是這樣的。從**蕨類**及其親屬通過蘇鐵，銀杏，松樹和冷杉林；**買麻藤綱** gnetophyta 有一些非常酷的植物，生活在納米比亞；百歲蘭屬和其他類似的東西是買麻藤綱。

種子被蒴果包覆的開花植物分類爲**被子植物** magnoliophyta 是一個龐大的群體。發育和發育的演化已經讓植物生產了不同的主題變奏：分生根軸、木質部和韌皮部、木材、分枝模式、種子是赤裸或覆蓋、是否有樹葉以及是否有花朵。

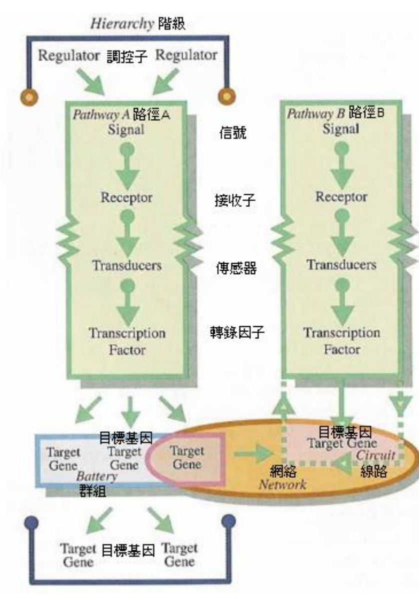
從植物與動物的形象可見兩者有某種共同的一般特質，而演化做到的是做出這些特質的許多不同組合，以創造我們看到的多樣性，這是通過發育的演化。

多細胞真核基因調控的主要成份



機械性方面，在基因調控水平有很多這樣的事情在進行；這是重溫真核基因的結構，要注意啓動子 promoter 和增強子 enhancer（促進子）。這是 DNA 分子接收信號的部份，指示基因開啓或關閉。我想告知大家結果是有什麼樣的網絡信息。

基因調控的邏輯



可以想像有調控子—稍後討論早期發育使用什麼樣的調控子—然後這些饋入信號往外走的信號級聯，這是接收子，這是把信號轉變成轉錄因子的傳感器。然後轉錄因子會走出去，與基因的增強子區域或啓動子區域結合。

這帶來信號。信號可以是開啓或關閉，但這也帶來信號，那是轉錄因子的工作。可以想像有信號通過的其他途徑，可以開啓轉錄因子，以及一些降下來，坐在同一基因之上。不是只有一個轉錄因子可以在一個基因坐下。

果蠅的平均基因的控制區約有十至二十結合點。這即是說十至二十個不同的轉錄因子可以在一個基因坐下來，而一個轉錄因子可以和一個到幾百個基因的控制區結合。果蠅基因體約有 13,000 個基因。

可以想像隨著事情發展，這些事情開開關關，有極大可能性的組合。

又想像基因的控制區是鋼琴鍵，想像轉錄因子是專業鋼琴家的手指，和想像演化是樂章的作曲家。鋼琴鍵可以彈奏所有歌曲，不同類型的音樂有不同音樂傳統。聽過巴赫可能會認得出 Telemann，聽過 Schoenberg 會認得出更多現代作曲家。

想像這些是演化分支，想像文化傳統是繼承而來，而鋼琴演奏的樂章範圍是有制約性的變異。當然，基因組是所未見過的最龐大交響樂團。

控制發育

有幾點是關於控制發育。開始發育時，第一個細胞準備要分裂，在最早期多細胞階段形成時，產生多個濃度梯度。在第一個細胞分裂之前，有像細胞的前端和後端，而化學會產生分子，然後分子在整個細胞形成濃度梯度，這些分子的濃度是關於前端和後端的位置信息。隨著細胞分裂，分子保留身處前端或後端位置的信息。

果蠅胚胎就是這樣建立。建立脊椎動物肢體也是用到這類的濃度梯度。順帶一提，當脊椎動物還只是一小盤細胞時，肢體的信號中心是在腋下。如果你想到正在生產帶臭味的分子，要想到腋下。

之後的情況是利用轉錄因子來定義特定區域，這區域只表達一個精準的基因子集。請記住每一個細胞都有整個基因體的所有信息。要製造生物，只需要這部份的特定子集。梯度是建立基因表達的化學梯度，開啓適合這位置的轉錄因子。

基因是受活化子和抑制子組合的管制，這組合控制給出細胞具體基因表達的龐大多樣性。組合控制，可以想像是作曲家寫樂譜和鋼琴家彈鋼琴；這也是組合控制。鋼琴演奏的樂譜都只是這些琴鍵在時空中組合的變奏。

控制可以變得複雜，可以是級聯的信息，而產生轉錄因子的基因可以被產生轉錄因子的基因調節。在這樣成立的情況，基因可以轉換本身的作用。如認爲有一些基因是早期發育的基因，還有其他的基因是成體的基因，這想法是不正確。

在許多不同的情況下，基因是靈活使用，取決於管制它們的信息。當然胚胎有一些基因是非常重要，其後在成體也也發揮作用。稍後會看這樣的例子。

首先開啓的是決定一般模式的基因，然後是控制細節的基因，這是理所當然。我談到「一般模式」的意思：例如脊椎動物胚胎首先規定前與後，頂與底，左與右。

然後，胚胎被切成一段段：一些變成頭，一些變成腿，一些有肢體，一些沒有，如此這般。建立早期一般模式的程序，細節如何發育，這一切都是發育遺傳學，是演化產生的一大堆東西。

一些詞彙：**同源異型**盒 homeobox， MADS 盒等等。盒（框）是非常高度保守的序列樣式區，見諸編碼特定轉錄因子家族的 DNA。

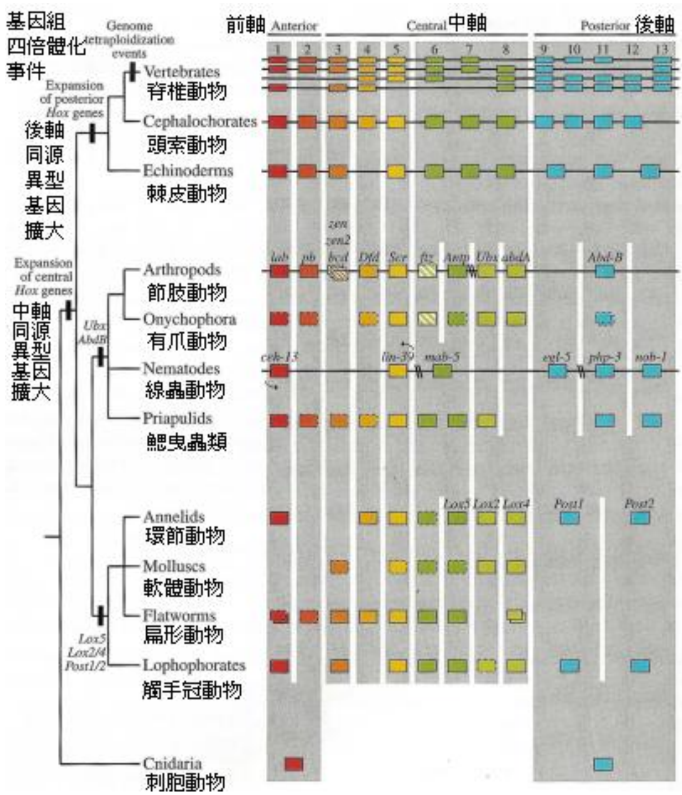
順帶一提，我不肯定序列的長度究竟是七十至八十個核苷酸，但這些盒子不是很長；它們有很重要的功能，就是結合 DNA。它們有螺旋扭曲的螺旋結構，這即是說，如果 DNA 分子在這裡，這是蛋白質的一部分，這轉錄因子的一部份，都會納入其中。

這是因爲它們是轉錄因子—轉錄因子中發現有盒子—這是非常保守的互動。因爲 DNA 在三十億年沒有改變結構。因此，如果它們要連結，就必須有這結構，因此天擇要確保保留該序列。

它們被稱爲「盒」，只是因爲排列這些 DNA 序列，會發現凡有一個轉錄因子，就有一個刻板序列。以前分析員要利用電腦打印本劃盒子來定位，現在利用電腦屏幕成像。這就是「盒」這字眼的來源。在 DNA 序列看到其中一個，很可能是一個基因有一個轉錄因子。

以下是同源異形家族。數年前已確認十三個同源基因，現在可能已經填滿了。它們有多項引人注目的事情。第一項引人注目的是它們是極爲保守。這即是說它們保留了這麼多序列一致性，可以在人類中識別同源盒基因 1，也可以在扁蟲，蚯蚓，曳鰓動物等等發現同樣的基因。這基因在整個動物界保存下來，在刺細胞動物也可以找到。

同源異型基因有極保守序列和功能，也是具共線性。



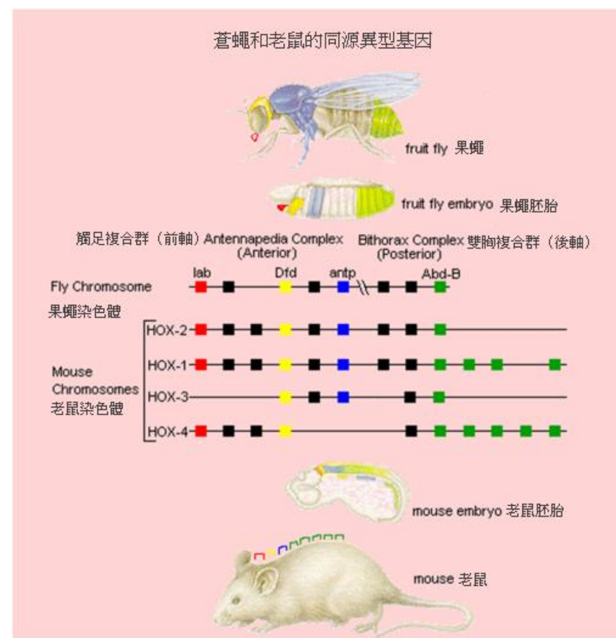
大家會奇怪這家族怎麼會有十三個成員？這裡可以看到基因複製事件。這是中央 HOX 基因的放大圖：水母和珊瑚的同源盒基因 1 在這裡複製，這裡也有發生，現有兩個副本。這即是說這發育控制開關是極爲聰明的機器，現在存在於兩個副本。第一個可以用於以往的慣常用途，第二個可以演化形成新功能。

這情況持續，直至脊椎動物開始演化。我們的近親有 HOX 基因的一個副本，複製兩次。這是在無頜總綱層次複製，是鯊魚的祖先。這即是高等脊椎動物有四套發育控制基因。有趣的是第一套仍然用來設置主要的軀體軸，第四套用來製造肢體，這是新功能。

它們有極保守的序列，但也是共線性。共線的意思是這樣；看看基因體的序列，看看軀體那部分被控制。這一端的部件控制頭部區域，另一端的強部件控制尾部區域，中間的部件控制軀體中間的的東西。

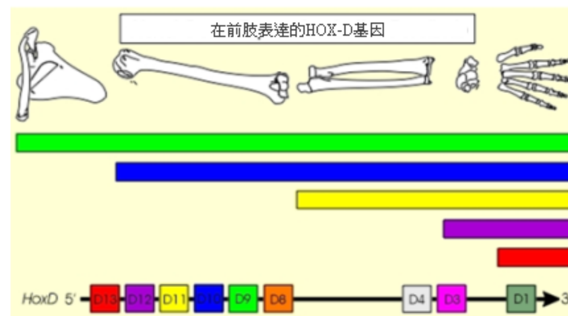
沒有任何邏輯理由這必然是這樣。可能很簡單的是脊椎動物剛開始時，先以多細胞東西形成，這恰好是控制發育的方便方式。但從邏輯上說，既然基因有可用的信號設置，基因必然是共線性是沒有邏輯的理由，但事實它們就是如此，而這是了不起的事實。

觀察同源基因，了解它們的 DNA 序列：它們有類似的 DNA 序列。然後看看它們控制軀體那些部件，留意到蒼蠅的同源盒基因，是與老鼠的同源異型基因同源，同樣是控制軀體的類似部分。



綠色基因控制尾部，各自在蒼蠅不同部位表達；控制頭部的紅色基因，也是在蒼蠅不同部位表達。這很有趣，因爲這指出老鼠的後腦前面增加了一些東西。

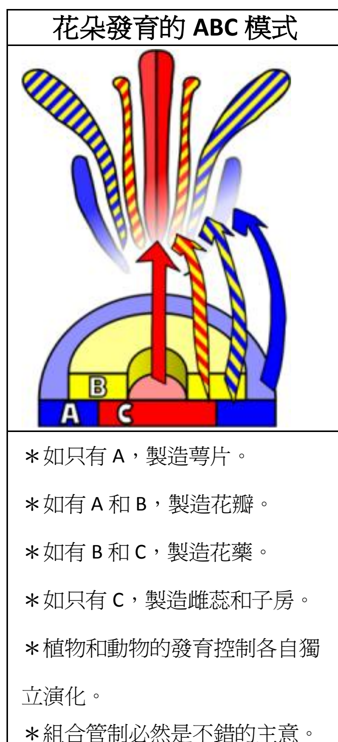
複製同源異型基因以保存其控制功能和容許新的應用



這是脊椎動物的肢體。這是受 HOX 基因第四副本控制，D 副本(HOX-d)。意思是這樣的。如只有 D9，製造肩膀；D9，D10 製造肱骨；D9 至 11 製造尺橈骨和干雙骨；D9 至 D12 製造使手腕，全部五個，製造手指。何等簡單，何等合乎邏輯。記得當我開始時說過：複雜性這些數量級是在細胞之內，是在細胞之間。從所有這些複雜性，出現了簡單的模式。

留意在肢體這些基因是共線性。在一端的基因控制著肩膀，另一端的那些基因控制著手指。它仍然是共線性，與身體軸一樣，只是被翻譯成肢體。

花朵又是什麼一回事？植物的**同源異型基因**(MADS genes)之內也有序列，表明它們是轉錄因子。M-A-D-S 是這些基因原來名稱的縮寫，各自的名稱以 m，a，d，s 開始。然後在所事情發生後，發覺它們是有聯繫。因此，人們開始命名爲植物 MADS 基因。（譯註：即 **M**CM1, **A**gamous, **D**eficiens 和 **S**RF。）



花朵發育的 ABC 模式

＊如只有 A，製造萼片。

＊如有 A 和 B，製造花瓣。

＊如有 B 和 C，製造花藥。

＊如只有 C，製造雌蕊和子房。

＊植物和動物的發育控制各自獨立演化。

＊組合管制必然是不錯的主意。

它們分散在整個基因體。它們不是共線性。在阿拉伯芥，它們分佈在所有五個染色體。它們的基因組織方法，與 HOX 基因不相似。它們分爲三組：A 組，B 組和 C 組。A 不是單一基因，是一組相關的植物 MADS 基因。 B 是另一組相關植物 MADS 基因。

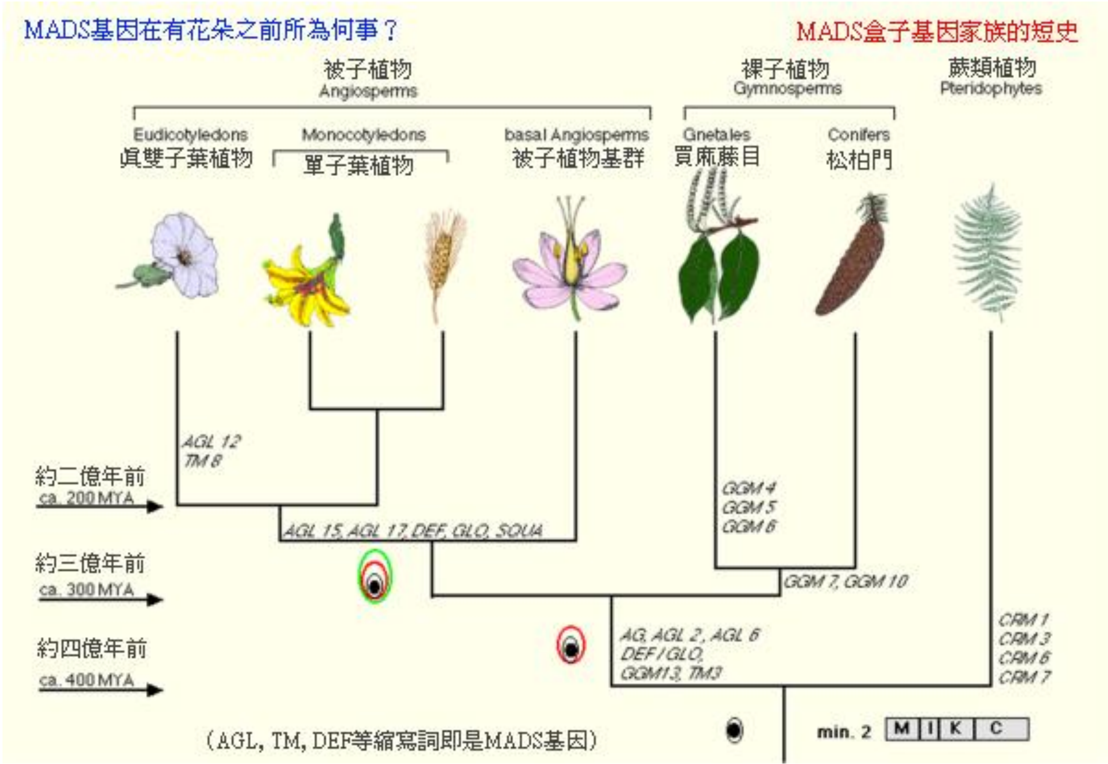
在每個組的基因有共同的親緣關係。這即是說，A 組成員可能全是祖先基因的複製本；B 組成員可能是 B 組祖先基因的複製本等等。

植物 MADS 基因最整潔的東西是它們控制花朵的方法。我們會看到演化發育生物學與美的產生有很大關連。演化發育生物學最好理解的兩個例子是花朵和蝴蝶翅膀。研究人員爲這領域舉行很多講座，使用很多漂亮的投影片。

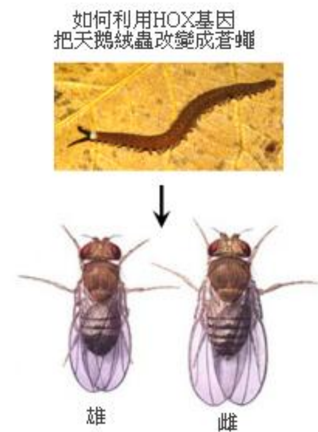
然而，植物是利用一套完全不同的基因，演化爲獨立於動物之外的多細胞結構，這即是說植物是在動物之外發明了演化過程。兩

者都想到了組合控制是簡單，合理的方式來控制發育。這可能是說這是很好的主意。這是非常簡單和經濟的方式來表達信息。

當然，每個基因都有自己的歷史，這些植物 MADS 基因在製造花朵前做了一些其他事情。事實上，如果回頭看看無花植物的同源基因，會發現在蕨類控制葉發育的基因，在針葉樹是控制錐的發育，諸如此類。發明這些基因不是爲了製造花朵。它們是已經存在，是在花朵開始演化時被演化增選，而基因複製可能有助這過程。



回到 Burgess 頁岩，回到寒武紀，會發現很多有爪動物門跑來跑去。去到今天的澳大利亞熱帶雨林，會發現有爪動物門仍在跑來跑去，它們看上去都一樣。五億年的演化沒有改變有爪動物門。有爪動物門是這些簡單的天鵝絨蟲。順帶一提它們是胎生的。用手拿起來，它們對你噴射膠水。它們有本身的整齊生物學。



它們是節肢動物的祖先。演化所做的就是把有爪動物門變成果蠅，蝴蝶，馬蹄蟹和帝王蟹，龍蝦和蝦。

如何做得到？基本上是通過改變表達特別事物的肢節範圍。回到這裡可以看到有爪動物門有很多肢節，每節有一條腿。果蠅只有只有六條腿，少很多；有爪動物門有五十條腿左右。

事情是這樣的：HOX 基因慣常說：「我們會命令這些肢節變成頭，這些肢節變成胸，這些肢節變成腹。我們在頭上架觸鬚，胸部長

翅膀和腿，腹部不會有任何翅膀或腿。」

化石複製其中一些階段，可見在最初發生時，先製作概括性的肢體，有兩條腿和翅膀。製作多幾次，許多肢節有腿和翅膀。然後限制表達的範圍，只有某些肢節有翅膀，只有某些肢節有腿。



要做到這樣，是通過改變控制基因的表達域，使用組合特性：「這是觸鬚，不是腿。這是從體壁長出來的附屬肢體，但在這肢節使它成爲觸鬚，在這肢節要成爲腿。」

幾秒鐘就說完，演化卻用了億萬年。不是同樣的過程，但我忍不住左圖的比喻。

一些HOX基因有保存古老功能

細菌的祖先：
Pax6表達爲
原始「眼睛」
Urbilateria:
Pax6
expressed in
a primitive
"eye"





這些 HOX 基因有一些保留了令人難以置信，保存下來的功能。在 1990 年代名一項著名的實驗，Walter Gehring 在瑞士的研究小組，利用基因工程爲果蠅配上多一個所有兩側對稱生物都有的 Pax6—這基因啓導眼睛的發育—他們開啓這基因，能夠讓果蠅有意想不到的部位長出眼睛。額外眼睛長在觸鬚上。

有趣的是他們可以用人或鼠的 Pax6 做到這樣；換句話說，基因的 DNA 序列是如此非常相似，可以用來控制六億年沒有這基因的生物的發育途徑。這是相當不俗。


果蠅的觸角足突變：觸鬚被一對腿取代。[75]

發育是不容易演化，我認爲這給出不容易演化發育變化的一個原因。每一生物都要發揮功能和複製，基因才可以傳播，過度調整生物的發育只會使其崩潰。就像開車上路，想把你的大眾汽車改變是奔馳：於是拿出工具，車速每小時六十英里，動手修改，又不會撞車。這限制了在路上開車時，只能做某些事情。

這些發育的制約不是永久。發育的基因控制確實比許多其他的事情改變得較慢，建議各位做實驗：先複製地球成爲千萬個星球，然後消滅每個星球的一切，只留下一個物種，留下一些食物。每個星球只有一個物種。

這個星球只有果蠅，那個只有紅杉樹，或蝴蝶，或信天翁。各有糧食供應，可以存活。五十、一百億年後回來，會看這些星球有多種多樣的生命；現在地球上的許多東西，都可以在這些星球見得到。

在這些星球發生的大風波有一個標簽，可能是非常有趣的標簽。我認爲紅杉樹可能演化成魷魚。我只是覺得它們需要很長時間。

緩慢改變的東西制約著迅速改變的東西，而基因本身不會導致發育。基因是指導與環境輸入因素互動的基因產品。在生物化學和生理方面，基因與其控制的事情實際上是有相當的距離。基因是通過複雜的互動系統發揮作用。

要記住幾點。發育把基因型的信息映射到表現型的材料。這過程就像建築師制定的藍圖，變成建築公司的建築物。

發育控制基因是利用組合邏輯。除了組合邏輯，演化發育生物學還有許多其他重要的東西。這恰好是我喜愛的主題。和這方面的專業人士對話，他們認爲組合邏輯是自然而然，是景觀的一部份，他們幾乎不覺得有必要提到它。你比較植物和動物，會發現兩者都想出這種方法來控制基因調節，這是令人印象深刻。

目前現有生物的祖先經常有許多基因現在參與控制發育。要記住我展示 HOX 基因的系統樹。許多在水母已經存在，當然有更多是存在於蠕蟲，甲殼類動物和諸如此類。在演化中發生的很多事情是在時空中改變表達的特異性，以及受體在時空中的特異性。與其必然要演化製造新種蛋白質的新基因，演化大多是關乎組合現有的基因。

有趣的是，在威斯康辛州有一位優秀的演化發育生物學家。Sean Carrol 很有魅力。Sean 竟然可以說：過去五億年大部分的演化，是基因調控的演化，而不是新結構蛋白的演化。當然，他採

[75] http://www.biozentrum.unibas.ch/pictures/Gehring/Fly90.jpg

取極端立場，已經成功引起爭議，人們說：「不是這樣。所有其他的新結構蛋白都在發生。」對個人的科學職涯，這是好事，因爲雙方都提高論文發表率。

事實上，兩件事都在發生。有爭議，人們有動機去確認細節。我是有點兒取笑爭議，但我也承認這是非常巨大的推動力量。

下一次談論遺傳變異和反應基準的表達。希望大家記住今天的講座，因爲今天講的多半是宏觀畫面：在生命樹，在所有植物和動物中，發育機制模式的影響。下一次看看這對單一種群和單一個體所做成的差異。這是微演化連接到宏演化的一種方法；接連到發育。

譯者附錄

上文提到：「十九世紀生物學的一項非常重要發現，是所有生命是由細胞組成，可以有不同的安排。」那麼，細胞從何而來？何處是生命之源？

2011 年 3 月報章報導

NASA 專家找到直接證據 地球生命都是"外星人"

「地球的生命起源一直困擾著科學界，雖然有著多種學說，可惜的是都缺乏有說服力的證據。不過 NSASA 的一位科學家卻表示他已經解開了這個千古謎題，而且擁有直接的證據證實地球生命起源於外星。

科學家們此前也對地球生命可能起源於外星做過推測，但是人類的歷史比起浩瀚宇宙來簡直是無比渺小，因此也只有通過地球上現存的蛛絲馬跡來進行推測，偏遠的地區未遭人類或者其他生物體破壞，這也成了科學家們發現"地球密碼"的所在地。

這位名叫理查德-胡佛的博士是美國宇航局的工作人員，他主要負責研究小行星在撞擊地球之後所引起的一系列的變化。目前爲止，他已經在這一崗位上工作超過了 10 年之久，在這 10 年裡他走訪了全球的各種發現隕石的偏遠地區，試圖尋找早期地球的一些真相。

胡佛博士在走訪了南極洲、西伯利亞和阿拉斯加之後發現了一種極其罕見的球粒狀隕石，這些隕石中含有多種細菌的化石，而裡面只有 9 種是存在於地球上的，其他則是地球目前未曾發現的。通過顯微鏡觀察這些細菌化石，胡佛博士表示除了這 9 種地球已知的細菌，其他的細菌有的和地球上現有的細菌類似，而有些則是完全不一樣，這說明他們的確是來自外星。

當然，這僅是胡佛博士發現的一個重要環節之一。在一個案例中，他還發現了一顆小型的有機體隕石，裡面所含有的細菌都已經在地球上找到。他表示，這說明生命的起源可能要超乎我們的想像，比我們狹窄的定義要寬泛的多。

胡佛博士說道："可能對於這一點很多科學家不能接受，但這一領域的研究是必不可少的，細菌不僅在多數情況下相互關聯，同時它們和地球上現有的物種也有密不可分的聯繫。"
這份研究結果將會發表在三月版的《宇宙學》雜誌上，同時雜誌社邀請了科學界的多位專家對胡佛的這一分析結果進行回應。主編魯迪博士說："我們走訪了 100 位專家並對這些研究結果進行一項一項的分析，爲專家們提供批駁胡佛博士的機會。"

供職於 SETI(地外文明搜索)的高級天文學家賽斯博士說道："如果這一理論是正確的，那麼將會深遠的影響科學領域，同時對天文學也是一次巨大的衝擊，生命體可能誕生於彗星上，只是降落於地球，我們至少應該將眼光瞄準太陽系，而不是僅僅認爲地球上的生命是地球自行產生的。" 」

外星來客帶來了一些物質，這些物質又如何成爲地球生命之源？

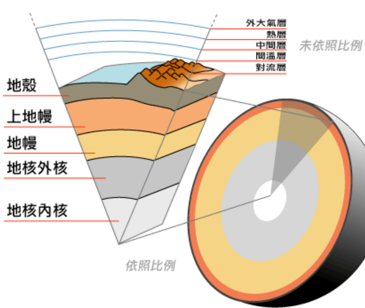
以下節譯自 Southern Illinois University 的講義，以供參考。

生命之源 THE ORIGIN OF LIFE

距今約四十八億年前，因爲吸力作用，一團龐大但非常稀薄的塵埃和氣體雲，濃縮成爲一大球氣體（太陽），有較小和密度較高的物質（行星）環繞。因爲引力塌縮和原始塵埃一些元素的放射性，產生了熱能。熱量提高了行星的溫度，包括地球；當時的溫度遠高於現在。

宇宙和地球的元素成份 每十萬原子的含量				
元素	宇宙	地球	地殼	生命
氫 H	92,700	120	2,900	60,600
氦 He	7,200	<0.1	<0.1	0
氧 O	50	48,900	60,400	26,700
氖 Ne	20	<0.1	<0.1	0
氮 N	15	0.3	7	2,400
碳 C	8	99	55	10,700
矽 Si	2.3	14,000	20,500	<1
鎂 Mg	2.1	12,500	1,800	11
鐵 Fe	1.4	18,900	1,900	<1

宇宙的組成主要是氫和氦。較重的多種元素約佔總數 0.1%。像地球這樣的行星是由宇宙中的微量雜質組成，集中在一點。地球的主要成份是鐵、鎂、矽和氧；其他元素只佔總量 5%。化學反應主要發生在大氣，其次是在原始海洋和湖泊；是爲生命之源。



地球岩石圈

岩石圈的組成部份有地核，地幔和地殼。地殼成份大多是鐵，鋁，鈣，鎂，鈉和鉀的矽酸鹽。地幔成份大多是鐵和鎂的矽酸鹽，以及少量鐵和重金屬硫化物。地核主要是熔化的鐵和鎳混合物。[76]

原始水圈

目前的海水（可能高達 90%）是來自火山活動，溫泉等放氣，因此原始地球的表面水比現在少得多。在地球存在的最初幾億年，水是以蒸氣形式流動，在地球冷卻後凝結爲液體。

[76] 圖片：http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b5/Earth-crust-cutaway-chinese.png

古代大氣層

原始大氣

地球的原始大氣層主要是氫和氦。然而，地球的質量太小，無法保留這些輕質氣體，最終逃逸到太空。

次生大氣

地球然後積累了次生大氣，原因是由於火山放氣，也是由於蒸汽冷凝水（因地球降溫而形成）與礦物質的反應，如氮化物（因此有氨 NH_3），碳化物（因此有甲烷 CH_4，一氧化碳 CH_4 等）和硫化物（因此有硫化氫 H_2S）。沒有游離氧（任何游離氧會與將磷，矽，以及熔鐵等金屬起作用，產生礦物質，例如氧化鐵，矽酸鹽，磷酸鹽等）。

火山放氣

原始地球較熱，火山活動較多。火山氣體大多爲蒸汽（95%）和不同數量的二氧化碳 CO_2，氮 N_2，二氧化硫 SO_2，硫化氫 H_2S，硫 S，鹽酸 HCl，硼 B_2O_3 以及少量的氫氣 H_2，甲烷 CH_4，三氧化硫 SO_3，氨 NH_3 和氫氟酸 HF，但沒有氧氣 O_2。二氧化碳永遠是第二個主要組成部分（高達 4%）。

第三紀大氣

目前大氣層的起源是生物性。反應性氣體（例如氨氣和甲烷等）已消耗殆盡；惰性氣體成分（氮，少許氬 Ar，氙 Xe 等）保持不變；光合作用已經產生大量氧氣。這種變化是在二十五億年前發生：氧的演化已演化出光合作用的變種，初見於藍藻。大氣中的氧氣含量在八億年前已有 1%，四億年前有 10%；現在約有 20%。

大氣層氧氣含量增加的部份證據，是不同年齡的岩石發現有不同程度的氧化。十八億至二十五億年前的岩石含有二氧化鈾 UO_2，硫化鐵 FeS，硫化鋅 ZnS，硫化鉛 PbS 和氧化鐵 FeO，即使只有少量氧，所有這些都是不穩定。後來的岩石大多含有三價鐵離子 Fe^{3+}，而不是二價鐵離子 Fe^{2+}，以及更多的鈾，鋅，鉛等等的氧化物。

生命史大事記	
二百億年前	大爆炸
四十六億年前	行星和太陽的起源
四十四億年前	地球冷卻，水可以凝結
三十五億年前	生命之源，可能是嗜熱生物
三十億年前	厭氧光合細菌
二十五億年前	藍藻，氧出現
十五億年前	真核生物（原始藻類）

十億年前	多細胞生物
六億年前	初期骨骼和可辨認化石
二百萬年前	直立人
二十萬年前	智人
六千年前	美索不達米亞的蘇美爾文化
二千年前	歐洲羅馬帝國
四百年前	英帝國文化傳遍世界
四十年前	發現 DNA 雙螺旋結構

第八講：變異的表達：反應基準

今天談論發育可塑性和反應基準，這個過程齊集了要理解微演化的所有工具，至少作爲第一張草圖。

大家記得上次討論發育調控基因以及它們在軀體規劃時定出基本模式的方法。它們爲發展約束和親緣關係的悠長歷史提供洞識，也定出生物個體在發育過程中可以與環境互動的模式，以確定表現型的實際模樣。

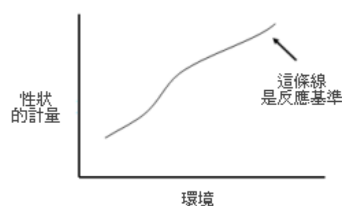
今天的談論最主要是反應基準的概念，這樣是爲了從根本上改變你可能思考生物的方法。我希望你想像生物，至少是關於基因體方面，是有潛力產生很多不同的事物。實際落實的事物取決於遇見的特定環境，個別生物的特殊歷史，而這深刻影響它的顯示方式，它的行爲，以及存活多久。

這完成了我們對在微演化運作的全部基本過程。以後繼續討論表現型的主要特點：性的演化，生活史演化，性別分配和遺傳衝突等等五花八門的東西。

這一講定義反應基準，在演化過程中的位置：來自何處，如何與遺傳學互動；製作反應基準圖以真正看到影響基因和環境的同時效應。這是重要的事情。我們的一般文化對先天（大自然）與後天（培育）一直有漫長爭論。今天我給出工具分解和嚴謹了解這問題。最終會看到所有生物的所有方面都是由基因和環境決定，有明確的途徑來考慮這些。

我會展示這種即時短期的表現型可塑性，是如何與發育控制基因和發育限制互動，這是利用蝴蝶翅膀；最後看到生物學其實是複雜的有機性；從蝴蝶翅膀的例子可以看到。

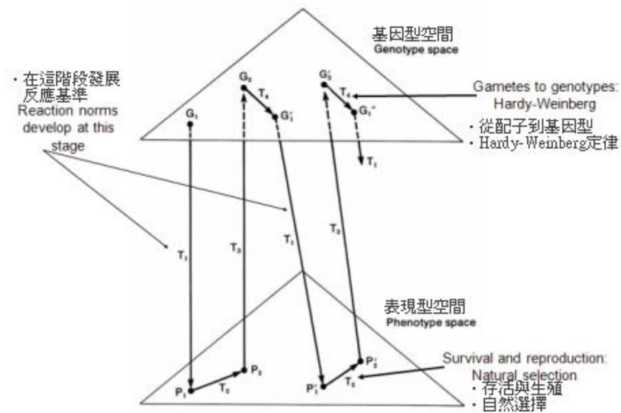
反應基準



反應基準 developmental plasticity 是基因型的特性。可以爲一大批事物定義反應基準。例如可以爲一個家族定義反應基準。家族的所有親人可能分享對環境反應的一些組成部分。但嚴格來說，反應基準只是單一基因型的特性。

這特性描述隨著環境變化，一個基因型可以映照在一個表現型。最簡單的情況是一個性狀有一個環境變量，這是一個基因型對環境變量的反應。

演化發生在訊息和物質：基因型訊息和表現型物質

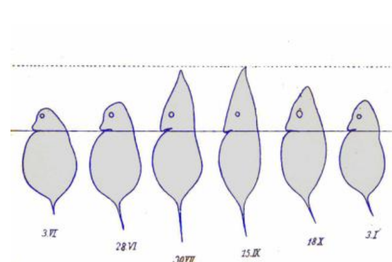


生物有許多性狀，又有很多環境變量，因此可以立即看到這簡單圖片可以概括爲 N 維反應表面。如不只是處理溫度，這可以變得非常複雜，例如食物，人口密度，有或沒有異性，很多事情。想想生物一生發生的事情，可以生成相當複雜的反應表面。每一個基因型都可能最終到達這反應表面，取決於環境史。研究反應基準是爲了明確這一過程。

這又在哪裡才適合？上一次講討論生態和行爲、遺傳、發育在演化過程中的作用，這圖片重複這些基本信息。可以想像演化過程是基因型空間和表現型空間之間的循環，從一代到一代。卵子一經受精，反應基準開始發揮作用：基因型被翻譯爲成體的表現型。

配子然後映射到基因型，產生上端三角形的陣列，這是 Hardy-Weinberg 定律。下端三角形是反應基準產生的表現型，通過行爲和生態，以確定一套存活的生物，可以交配和繁殖，生兒育女；天擇在這裡發揮作用。

重要的是每一代都發生所有這些事項，不能缺少任何一項。每一代都有遺傳，都有發育，都有生態和行爲。要認識微演化過程，這些都是必要的部分。

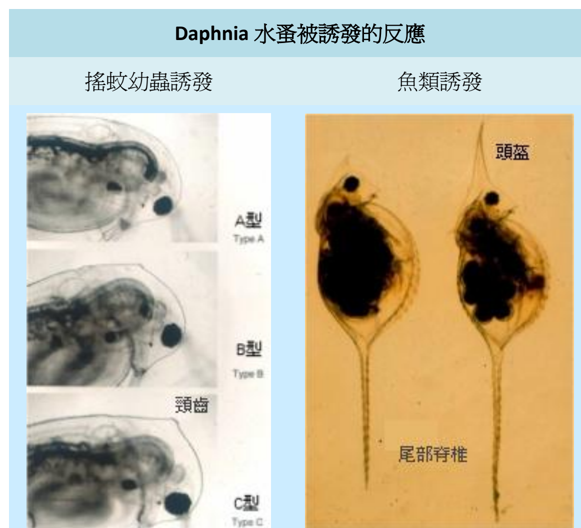


這是反應規範有史以來第一張圖片。德國人 Woltereck 在慕尼黑附近的湖泊研究，所以他稱之爲**反應規範** reaktionsnormen（德文），不是反應基準。看到的是在一個克隆的幾代經歷的形態變化：從母親到後代，到後代的後代等等。這是無性繁殖的水蚤。看到的是同一基因型產生的一系列不同表現型，基因型被準確複製，在夏季中期生產這些頭盔和刺。

有幾個案例有相當深入的研究。Daphnia 是一種水蚤，有脊椎，頭盔和頸齒，其發育受到與捕食者有關的溶解分子所誘導，而捕食者吞噬水蚤的效率是被水蚤是否有脊椎和頭盔所影響。

生產脊椎或頭盔有生殖成本。如捕食者不在附近，生物不想生出脊椎，因爲要付出生育下一代的代價。這是偶然的整容反應。環境給出信號：「哦，哦，危險。我該怎麼辦？」能夠做到的就是修改後代的發育，使它們更安全；但下一代更靈活避免被吃掉，就不能多生孩子。

這成本是重要的。如果沒有成本，生物就會時刻製造防禦結構。如果沒有代價，爲什麼不時刻這樣做？但不是如此，是有一些成本，所以生物不得不妥協，盡量減少防禦結構的成本；除非有危險信號，生物不會生產。

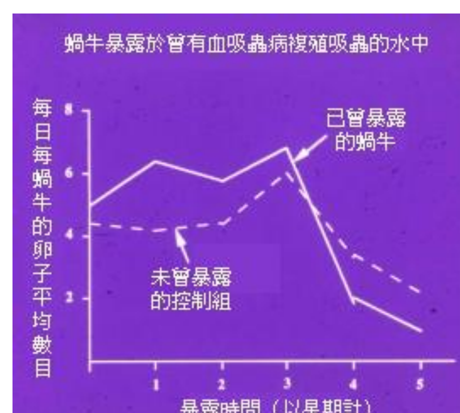


蝸牛的寄生方法是閹割受感染的複殖吸蟲。複殖吸蟲也稱爲血吸蟲病。蝸牛是嚴重人類疾病的中間宿主。當 Daphnia 水蚤在水中嗅到搖蚊的幼蟲，幼蟲是細小無脊椎捕食者，游來游去，用前腳抓住水蚤；如水蚤製造少許頸齒，幼蟲有困難處理。明顯頸齒儘管看起來非常細小，但水蚤也付出成本，所以只有在嗅到水中有蚊幼蟲時才生產。

這是 Daphnia 水蚤的頭盔和尾部脊椎的近照，頗爲戲劇性，這是成本負擔。看看橙色圖片，右邊的水蚤生產了很多卵子，但是少於正常成體；左邊的剛生產，卵子都在體外。



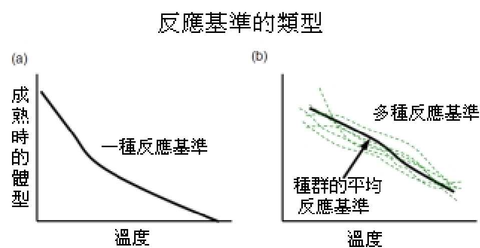
藤壺的彎殼也是做同樣的事情，對抗蝸牛食肉動物，藤壺因而減少生殖力。如藤壺在發育時嗅到有蝸牛，就會長成彎曲的形態，軀體不能再從頂部自由覓食，也要付出少生孩子的代價。藤壺是四周遊蕩的蝦幼蟲，粘貼在基底，一生在地下室生活，用腳把食物踢入嘴巴。達爾文用七年時間研究藤壺，找出它們實際上是甲殼類動物。



貪食蝸牛受寄生感染，被複殖吸蟲閹割

這是血吸蟲病的數據，這實驗巧妙之處是蝸牛的反應是由曾有寄生蟲的水誘發，不是寄生蟲本身。換句話說，蝸牛只要嗅到一點點的氣味，以爲寄生蟲可能進入它的軀體，就有反應：「天哪，我就死於寄生蟲，我要開始生育。」它會把生殖提前，這裡可以看到轉變的程度。實線是已經暴露於有寄生蟲的水，虛線是未有暴露的控制組。

我所描述的這些事情都是誘發反應，都是對環境信號的塑性反應，塑造這些生物的反應基準。這是一些具體案例。現在看看抽象，視覺，分析的框架。

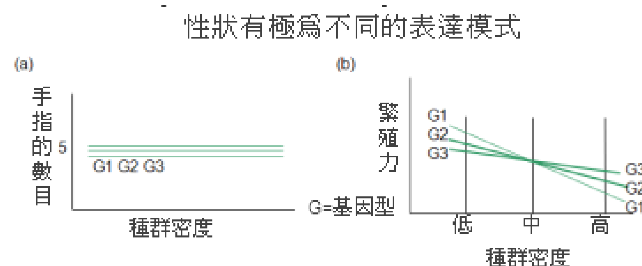


這是許多變溫動物共有的反應基準。變溫動物，另一說法是冷血，不調節體溫。溫度越高，它們成熟時的體型較小。這一般總體關係描述了蝌蚪是這樣長大，許多魚類是這樣長大。

種群，可以理解爲有多種反應基準的組合。種群有許多基因型。如細小種群只有五，六個基因型，綠虛線是不同基因型的個別反應基準，可以得出種群的平均反應基準：計算在所有環境和所有基因型的平均值，這描述了種群如何反應。

試圖總結生態學這種複雜的情況，這一點很重要。想知道種群對環境變化會如何反應，可以分析彼此之間的影響：捕食者對獵物的作用，寄生蟲對宿主的作用，吃草動物對植物的作用。以上的圖片很好說明種群看來會是什麼樣。

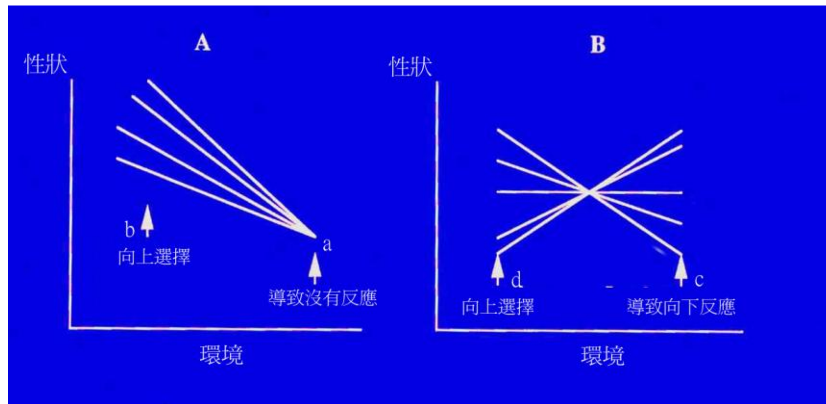
性狀



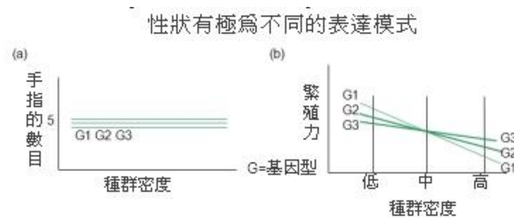
性狀 traits 可以有很不同的表達模式，這不是說所有性狀都有非常強烈的反應基準。這例子選上有五趾的四足動物，包括我們自己，表明可以有三種不同的基因型。大幅度改變種群密度，不會改變手的趾數。每個人都有五個手指。有一些事情對環境不敏感。因此，想像個別生物包含著不同程度的敏感。對環境的變化，有些是不敏感，或幾乎不敏感，而其他部分相當敏感。

例如，繁殖力。如增加種群密度，個別生物的繁殖能力下降，因爲要更艱辛競爭以找到食物。如以任何機制限制食物，繁殖能力下降；增加種群密度只是其中一個方法，種群的基因型對增加有不同反應。在所有三種情況，繁殖力下降，但對種群密度有變，基因型 1 是相當敏感，基因型 3 是較不敏感；這會有所差別。

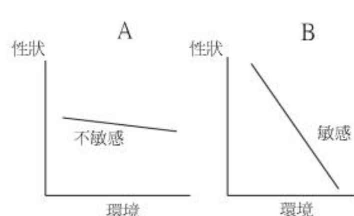
事實上，想想如種群有波動，有低密度和高密度，那是有辦法可以保留遺傳變異，因爲反應基準水平不一，在某一密度表現很好，在其他密度就很糟糕。種群密度高高低低來回，這一次青睞 G1，下一次青睞 G3 等等。



例如，如四個基因型有 A 圖的反應基準模式，選擇 a 點會導致沒有回應，因爲全都正巧匯集在這一點。因此，在這部份環境，選擇沒有影響。但在 B 圖的情況，把反應基準配合上一圖的生殖能力，如在這環境選擇向上（d 點），會得到向下的反應（c 點）。



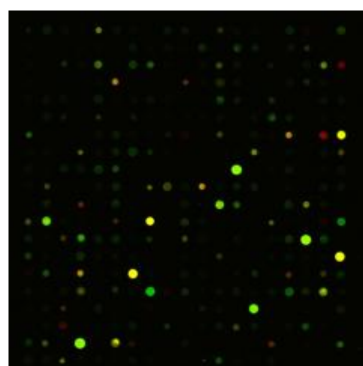
如果在種群密度低時選擇，而種群在長時間維持低密度，就會產生種群變化，因爲偏重 G1，高密度時生殖力低。就是這種情況。



看看反應基準的素描，會察覺到性狀對環境的變化是如何敏感。A 不是很有可塑料的性狀，是頗爲不敏感，從這個淺斜坡度可見。B 性狀非常敏感。稍爲改變環境，它改變很多。



Affymetrix 基因蕊片



基因模式中亮點示意圖（這不是黑腹果蠅）

不僅是脊椎和頭盔有反應基準。這是黑腹果蠅的 Affymetrix 基因蕊片的圖片，有 13,500 個基因；蕊片測出在生物中表達的信使 RNA；圖片某一點的強光是特定基因的信使 RNA 濃度的計量。一張圖片給出整個基因體產出的摘要。

這些事物有反應基準。把果蠅暴露於高溫和低溫，提取其 mRNA，在基因蕊片處理，比較兩種模式，會看到所有這些光點的模式有很大差異。如仔細觀察，

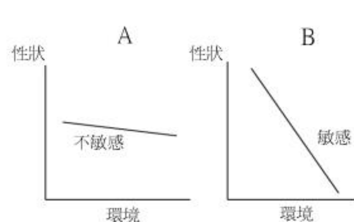
可以得出基因體全部 13,500 個基因的表達模式。這些概念是一般的，不僅限於形態，也適用於表現型的任何方面。這是目前非常流行的方法來測量表現型。在現代分子生物科技，基因蕊片只有十年，十多年，是一次過研究基因體全部基因的所有表達。

總結反應基準。反應基準是說明作爲環境的功能，基因如何映射到表現型。它們是基因型的特質。如要正確嚴格的方式來測量反應基準，必須要能夠克隆生物，才可以複製相同的基因，然後在不同的環境測試。如果對人類要這樣做，要利用什麼數據？

同卵雙胞胎可能是唯一的數據，這些日子可能極少同卵三胞胎。加利福尼亞州某地好像有同卵八胞胎。大多數時間我們只是處理同卵雙胞胎，在人類這方面是極限。但水蚤或植物有時可以複製基因型多達百個，就可以非常精確測量反應基準。

想像種群是個別反應基準的組合；這是重要的概念，因爲研究生態時要考慮捕食者和獵物如何互動，以及競爭對手如何互動。這樣的話，生物學家過去的通常做法是把這些事物歸納爲物種，物種各有典型屬性。所有物種甲應該有某種行爲，所有物種乙有另一種行爲。

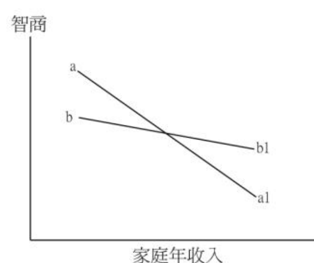
但物種個體之間的差異是非常重要；當兩個物種有相互作用，並不是全部個體有相互作用。它們是不同的；當物種互動時，是反應基準組合與反應基準組合互動。這就產生重要影響。例如，這傾向於穩定生態互動。六至八星期後研讀生態環境。種群的屬性有重要影響。



真正簡單的方法來談論表現型對環境敏感：製作反應基準圖，看看斜度。如果斜度陡峭，這些生物對環境變化非常敏感；如是平坦，它們不是敏感。

在通識教育課程，有多種知識工具可用於處理人們的後天智商演化或種族差異，或很多涉及基因決定論的種種東西，反應基準是有用的，因爲它以視覺描繪基因和環境對表現型的影響。

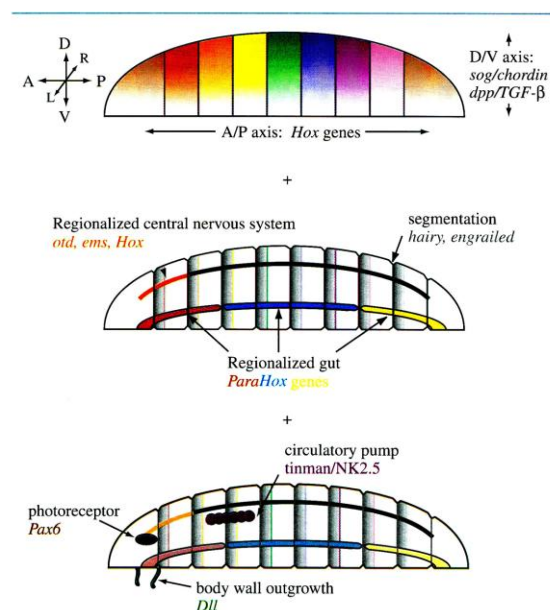
我提出以下的探討性繪圖，只是爲了說明以上談到的東西的潛在社會意義。



智商相對於家庭年收入；有麻煩，我們不再是政治正確；如人類同卵雙胞胎 a 和 b 在不同環境長大，結果是不同的家庭年收入 a1 和 b1。我不知道這是否真實，只是想你記住，說服你類似這樣的分析可能重要：說明相對於人口中的其他人，人們在這環境看起來很聰明、但在另一環境很愚蠢，所以這些東西是取決於背景。

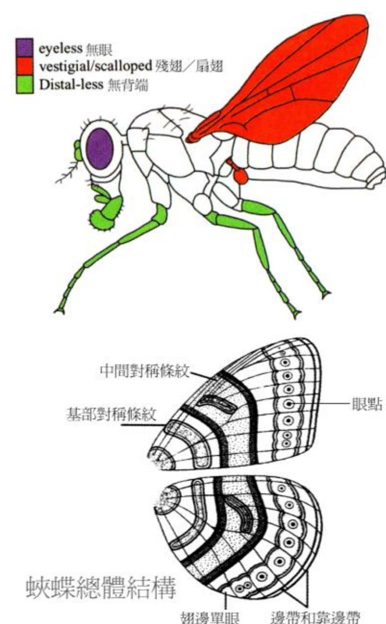
我已經談了很多表現型可塑性，向大家展示這些奇妙的例子：水蚤對捕食者反應敏感等等。這是否說生物是真的可塑？我能否拿起一堆泥，塑造成任何我想要的東西，視乎這東西暴露的環境？

上一講已經學到大規模結構是取決於很難改變的事物；這些是有深厚演化歷史的發育模式，它們建立表達可塑性的嚴格框架。緩慢改變的事物。發育控制基因制約著迅速改變的事物。



這圖例是「無背端基因 Distal-less」(圖下端的 Dll），是發育調控基因。這圖片說明果蠅幼蟲如何在發育早期定形。第一件事情就是前／後軸定形，是 Hox 基因的任務（上一圖）。然後背腹軸是由 Sog（短原腸胚形成）、Chordin（腱蛋白）和 Decapentaplegic（皮膚生長）等等決定。

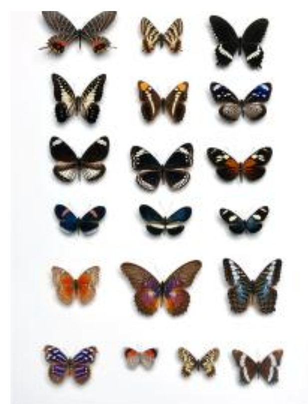
然後，在生物的基本軸定形和肢體形成後，開啓其他的事物以決定是否處理頭，腸道或尾巴。有趣的是誘導心臟形成的基因命名爲 Tinman（鐵皮人），Tinman 是《綠野仙踪》的人物，沒有心臟。有一些命名真巧妙。



其他發育調控基因決定較爲具體軀體部份的發育

我們今天關注的是這個 Distal-less(Dll)基因，決定體壁的自然發育。看看果蠅的驅體，某些突變會在此發生。如 Distal-less 有突變，軀體這些部份將受到影響。它們都是肢體，是體壁的外包，發育成爲觸鬚或口器或腿部。殘留〔作用〕正在影響翅膀和平衡棒，而無眼〔作用〕正在影響眼睛。

爲了告訴大家蝴蝶翅膀的深度發育限制，首先請大家注意名爲「蛺蝶總體結構」的東西。蛺蝶是蝴蝶的一個大家族，在 19 世紀德國生物學家以 8 個小數位的德國徹底精神，詳盡研究成千上萬的蝴蝶翅膀，成功把蛺蝶整個家族的數百個品種歸納爲這些主題的變化。



他們發現翅膀中間可以有條紋，外層部分可以有翅邊斑點；翅膀邊緣可能有「帶」等等。除了描述蝴蝶，這也用於描述林林種種的東西。我們將重點放在眼點。

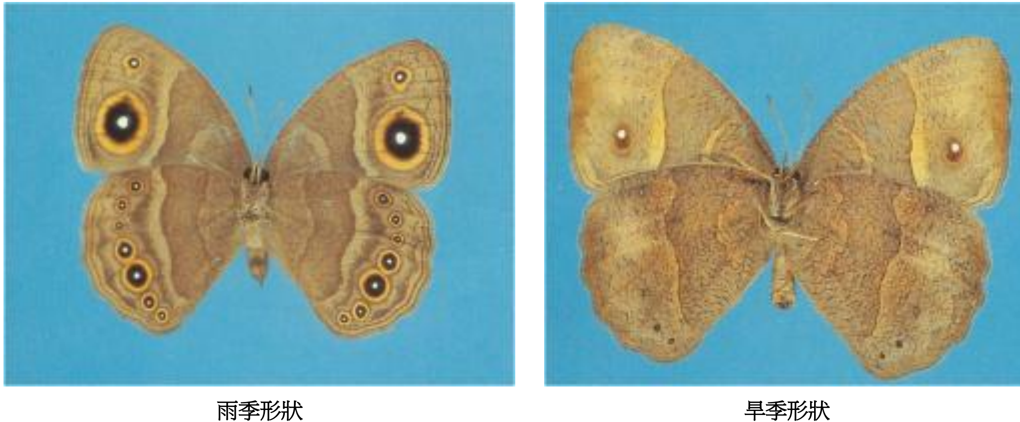
在 Peabody 博物館瀏覽藏品十分鐘，已經有這樣多姿多彩的蝴蝶翅膀圖案，驚人的美麗。我記得在檀香山 Bishop 博物館藏品第一次看到鳳蝶〔鳥翼蝶〕。鳳蝶來自新幾內亞和東南亞其他地區，有那麼大，是地球上最大的蝴蝶，足足有兩隻手掌大小。可以看到僅僅改變表達顏色的位置，改變不同元素的大小，就生成龐大數目的圖案。

甚至可以在翅膀上寫上數字。演化已經在這蝴蝶的後翼寫上號碼。

趣味：[攝影師 24 年拍全蝴蝶翅膀上的 26 個字母]

利用這模型來研究的蝴蝶，最爲透徹的是 Bicyclus 蝴蝶，已經被 Leiden 大學的 Paul Brakefield，Madison, Wisconsin 的 Sean Carroll，愛丁堡大學的 Vern French，本系的 Antonia Monteiro 以及許多人研究。Bicyclus 蝴蝶有多項特點，其一是發育可塑性。

***Bicyclus*：有旱季和雨季形狀的非洲蝴蝶**

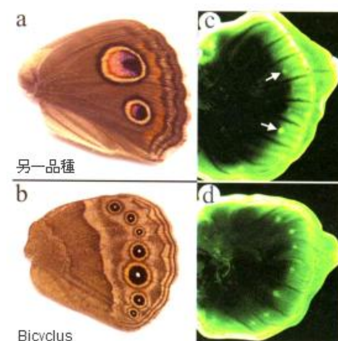


雨季形狀 **旱季形狀**

這是在實驗室孕育的兩兄弟，一個在雨季的條件下長大，另一個在旱季的條件下長大。所以，一個基因型可以激發一系列的表現型，這過程見諸眼斑的大小和密度有大大改變。

可以從果蠅取出 Distal-less 基因，可以利用那 DNA 片段來認出蝴蝶的同源基因，然後可以把報導基因放在同源體，可以要求基因在表達時表達報導基因，這樣可以看到基因在何處表達。做到這些，就可以看成體翅膀會形成眼斑的每個地方，可以看到發育中的蛹的翅盤有表達這基因。

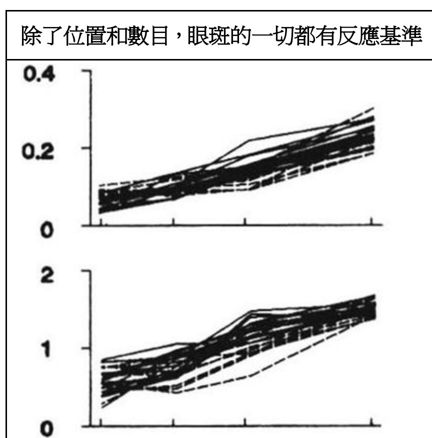
蝴蝶，蒼蠅和其他完全變態昆蟲的發育方式，在毛毛蟲或幼蟲餵食一段時間後，開始形成蛹，蛹細胞重組成爲未來成蟲器官的結構和翅盤，翅盤將來成爲成蟲的翅膀；還是蛹時看起來像這樣，剛好在蛹的表面。如果利用它來做一些發育生物學實驗，可以穿透蛹殼挑出一些細胞，擺弄擺弄，放在其他地方；這樣就可以在那裡製造眼斑。這實在是極爲整整有條的系統用作研究，因爲實際上是操控細胞以及操控遺傳，可以操控蝴蝶翅膀的發育生物學和遺傳結構的基礎。



Distalless 調控 Bicyclus 蝴蝶眼斑的發育 旱季 雨季

另一品種只有兩個眼斑；翅盤只有兩個地方表達 Distal-less，在中心的白斑位置。Distal-less 實際上是指示翅盤在什麼地方製造眼斑；蛺蝶的總體結構指示只能在某些位置製造眼斑。蝴蝶翅膀的總體結構可能有一億年的歷史，很古老。是否不能改變眼斑？不，不是如此。

幾乎眼斑的一切都有反應基準，除了位置和數量。特定的品種必然有相同的數目，總是在同一位置，無論是大還是甚至無法看得到的小，這取決於它們被表達的環境。



如果培育一大堆的家族，比較各家族的兄弟姐妹以製作反應基準，可以看到白斑點的直徑（左上圖）與黑斑點的直徑（左下圖），是隨著溫度從低到高而改變。旱季溫度低，雨季溫度高，這改變了蝴蝶翅膀的反應基準。這些反應基準不是複製體，而是同一代的兄弟姊妹，因此呈現不同家族的眼斑對溫度敏感的差異。



我迷上了類比，類比是危險的。是否可以認為宏演化製造了花瓶，像插花一樣盛載著反應基準的組合？可以想像花瓶是蝴蝶翅膀發育局限的演化歷史，一直把那些反應基準保持在一定範圍，但環境使它們有變化，終究花束掉出花瓶。

答案是否定的，因為控制眼斑的形狀和位置的一些基因也參與決定反應基準的斜度和形狀，兩者在基因方面是混雜的，因為同一基因在發育的不同時間有兩個不同功能，而天擇在整個生命週期影響這基因。

因此，這些是局限，不被改變；基因可以稍為調整其他東西的局限。事實上，同一基因參與產生兩件事。如選擇 Bicyclus 蝴蝶的表現型可塑性，以移動反應基準的斜度，也是選擇決定眼斑位置和數目的基因。

如果你認為這樣的東西很酷，可以看看這類型的網站。Antonia Monteiro 研究蝴蝶翅膀圖案。Günter Wagner 研究四足動物肢體，他和 Vinny Lynch 一直在尋找雌性哺乳動物生殖道的起源。他們一直比較鴨咀獸和針鼴—都是下蛋的哺乳動物，與袋鼠和真哺乳亞綱動物—類似老鼠，獅子和人類這些東西，發現雌性哺乳動物生殖道起源原來涉及 HOX 基因，這是基因複製以發育新結構的另一故事。

我們的系主任 Rick Prum 在 Peabody 博物館研究，他是世界級的羽毛專家，恐龍和羽毛；如果你有興趣和他一起研究，隨時歡迎；他非常友好，樂意向你展示他知道有關羽毛的一切。這是活潑的課題，有很多有趣的研究。

總結我的概論，我想強調表現型是整個生物的外觀，以及生物的整個生命週期是由各個部分鑲嵌而成，其決定模式在演化的歲月變化很大。看看人體，最古老的部分是四肢五指，在演化上相對年輕的是大腦皮層和一些其他方面。

如要看看大腦皮層的可塑性，會發現它是難以置信的可塑。剛出生嬰兒的神經細胞連結點比七歲時要多數十億個；從出生到七歲，心智發育主要是與環境的可塑性互動重組大腦皮層。事實上有關學習的許多事物，是對環境的可塑性反應。我和你都是不同演化年齡的事物所組合。

常見的動物基本發育模式，大多約有五億多年。植物可能年輕一些。HOX 基因控制動物的軀體對稱和模式，可能有六億年，也許少一些，也許是五億五千萬年。開花植物的 ABC 花朵發育模型可能是介於九千五百萬至一億三千五百萬年，這發生在白堊紀。

時間轉到下一代，生物遇到某一環境，它對環境的可塑性反應相對是較近的演化，它實現了某一應急計劃。如水蚤是來自沒有魚類，或很長時間沒有魚類的湖泊，它們對把魚的氣味加進水中不發生反應。如水蚤是來自長時間有魚的湖泊，它們會有反應，迅速作出強烈反應。可塑性反應是可以演化的東西。

我要提醒不是說所有可塑性反應的細節不是必然的全是適應性。例如，考慮溫度。如要研究生物對溫度的可塑性反應，很可能生活在北極地區的生物，與生活在熱帶地區有不同反應基準，因為它們遇上不同的溫度制度，而這是演化而來的反應。但也很可能是因為生物和物理方面遇上變冷而不能反應，這無需演化。

我希望你能想到有系統解析類似可塑性反應基準這些事物，可以推算那些部分是適應性，那些部分存在只是因為生物是由這些東西構成。它們是生化系統，而我們知道生物化學的反應速率是隨溫度和很多其他東西而改變。它不全然是適應性。

在解析生物時，真正看到的只是多層面反應表面的一點。這可以是很多其他的東西；當我們思考演化生態學，種群動態，宿主和寄生者之間的相互作用，這些所有其他可能的東西很重要，因為這些都是在其他情況下可能有其他的相互作用。

思考反應基準，我們能表達種群的遺傳變異，表達對環境的發育反應，這些不同基因組合對環境的反應，讓我們可以看到隨著基因頻率和環境情況改變，生物一代又一代的動態。因此可能有很多有趣的分析。但我想你要記住的是這一點。

表現型是遺傳和環境影響的產品，它們之間的相互作用以產生表現型是非常重要。因此，從來不是可以聲稱只有大自然（先天）或培育（後天）就可以解釋在生物中看到的一切。

這大概就是在學習分析天擇如何形成生殖成功的表現型之前，先要知道的微演化原則。在成熟年齡演化這課題，會談到人類女性，魚和長毛象成熟年齡的反應基準，會使用所有這些概念。。

眼前生物的一切都有演化的歷史，不一定是適應的歷史，可能是漂變。在表現型發生的事情，可能是在生物其他地方發生事情的副產品。在分析眼前所見的事物，應不斷比較各種替代方案；眼前所見的都是演化而來。記住：人類的祖先在某時刻是細菌，一切由此而來。下一課談論生物是如何設計用於生殖成功，第一步就是為何它們是有性生殖？

第九講：性的演化



開始今天有關性演化講座之前，我想和大家分享這張我在星期六上午十點鐘拍攝的圖片。這是 Hamden 高爾夫球場的火雞，有時出現在我家後院，很得意的生物。看著它們，你想到第一件事也許是它們如何製造這些耀眼的顏色，是否有不同方式造出脖子或臉部的顏色？脖子是紅色，臉部是藍色。生物力學是否不同？事實上，這些顏色是**繞射等級** diffraction gradient，完全沒有染料，頭部的藍色實際上是由泡沫的碎形矩陣造成。我認爲紅色是染料。火雞造出顏色有點兒神秘。

爲何這些火雞是這樣子？可能是對或錯的標準解釋還沒有在火雞中明確測試，雖然已在它的近親山雞和孔雀中有明確測試；它們都是雉鴿科；–眼前所見是否性擇的產品，雌火雞大腦覺得有吸引力。這是深層的奧秘。爲何雌火雞認爲是美麗的，也引起我腦中美的感覺？我和雌火雞約在一億五千萬年前擁有共同的祖先。美的感覺是否一億五千萬年來在兩個體系都維持不變？火雞在雪地沉思會讓你想得很遠。

今天討論性的演化，一星期後是性擇。我希望帶出的信息：這是生物學第一個基本問題，因爲這塑造我們在生物學研究的幾近全部東西。我今天要說的「性」，意義上是有組織的雙倍體性別，已經存在約一億五千萬年，有很多很多的後果。

關於性有一個謎，我們認爲性是複雜和昂貴，因此需要解釋。我記得好像是 Chesterfield 侯爵或是類似人物告誡兒子「性」這個問題：「維時不久，非常昂貴。」接下來看看植物和動物界大規模模式的有性生殖的後果。

先要弄清楚**重組** recombination、**生殖** reproduction 和**性別** gender，因爲非生物學家頭腦中「性」這個詞經常想到這三件事的綜合。重組是後代在遺傳上有別於父母和兄弟姊妹的過程。也有一些例外。

重組

例如，犰狳總是有同卵的四胞胎，很方便做一些研究。人類的同卵雙胞胎當然是例外，他們因爲重組而不同於父母，但彼此依然相同，那是因爲他們來自發育的早期有絲分裂活動，他們本來是同一受精卵。另外有放肆的多胚發育寄生蜂，寄生蜂把一個卵子放進毛毛蟲，卵子開始發育成爲囊胚，囊胚分裂成爲數百甚至數千的碎件，每碎件發育成爲蜂胚胎。

其中一些姐妹黃蜂分化成武士，在毛蟲四周巡邏，消滅可能在毛蟲下卵的敵人。如任務失敗，它們就死掉，但爲其他黃蜂掃除障礙，方便其他黃蜂吃掉毛蟲和孵化成爲黃蜂。重組的概念是製造各自不同的兄弟，但總有迷人的生物例外。在某些情況下，它們不是，但通常它們是如此。

生殖

生殖與重組不一樣，看看這些對比的例子，爲何重組和生殖並不一定總是耦合。在人類，兩者是耦合，但細菌和同源衍生植株無需重組就可以生殖。細菌可以有性而沒有分裂，可以進行重組，只是改變自己的基因，然後等待一段時間，後來分裂。

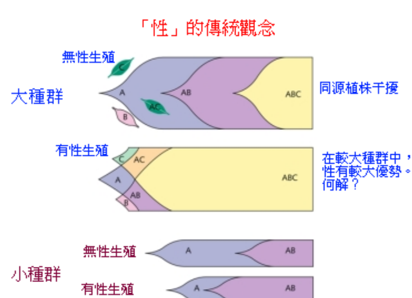
在植物界，**同源衍生植株** clonal plant[77]當然有選擇，許多可以選擇無性或有性生殖；往往在分散到另一個地方時就有性生殖，停留在原來較可預測的地方時就無性生殖。

性別

性別不同於重組或生殖。性別是雄性和雌性。兩種性別的第二性徵是源自與大小不同配子的產出。

這一切的發生，要留待起源於演化的減數分裂，然後創造可以有性擇的局面：一方面是選擇製造許多小配子（精子）的事物；另一方面是選讓製造幾個大配子（卵子）的事物。因此，這是三種不同的事情。

我還有幾句話，刷新大家的記憶或介紹。**同型配子** isogamy：一個物種的所有配子大小相同；這經常發生在原生生物，單細胞藻類和原生動物，它們產生大小相同的配子。**異型配子** anisogamy：配子有兩種不同尺寸，大的是卵子，小的是精子。大家較爲熟悉異型配子。**配子結合** syngamy：配子結合形成受精卵，是有性生殖過程的一個步驟。**細胞核融合** karyogamy：兩個配子的單倍體核融合。配子走到一起，然後細胞核融合。這些事情需要時間。所需時間是有性生殖的一些成本。



在這階段，同型配子生物有交配型，以減少近親繁殖。交配型常見於許多單細胞藻類和許多纖毛蟲，例如草履蟲。這情況是某類型的生物只能交配另一類型的生物。交配型 1 只可以與交配型 2 交配，但不能與交配型 1 成親。在某種意義上說，這類似種群在基因方面有大量性別，但交配有頗爲有趣的規則：不能與像自己的對象交配。種群於是區分和演化產生大量的交配型。

「性」爲何存在？傳統觀念是由 August Weismann 制定，然後 Mueller 詳解，Crow 和 Kimura 澄清；觀念是這樣的：大自然中有重組，基本上是因爲這在兩方面增加演化率：增加兩個有利的突變可以聚集的速率，增加丟棄不利的突變的速率，稍後我用一些圖表說明。後果是這降低滅絕的機率。所有這些都是正確，但可能不是「性」存在的原因。

[77] 譯註：Clonal plants，簡體慣譯爲「克隆植物」，正體譯法有「同源植株」或「營養系植物」。Clonal plants 是植物無性生殖的一種方法，由一母株開始以走莖或地下莖等方法擴張地盤，成爲一個群體 clonal colony。群體的全部植株複製自母株，其基因全部相同；這些複製植株可以是有性或無性生殖。驟眼看來，這不就是「克隆」？可是檢查「克隆植物」的解釋，大多涉及植物克隆技術，是利用離體培養技術在試管內大量繁殖植物種苗的方法；英語是 plant cloning。因此，clonal plants 音譯爲「克隆植物」是懶惰的翻譯，也混淆了人工操作的 plant cloning。Clone 的「複製」意思很清晰，何苦偏偏音譯「克隆」？「營養系植物」譯名也有不妥之處。容易混淆「營養繁殖 vegetative reproduction / propagation of plants」，這是由植物的根、莖、葉等營養器官或某種特殊組織產生新植株的生殖方式。「同源植株」是較爲貼切的譯名，也是最不流行；要更詳盡準確，可譯爲「同源衍生植株」。劣幣驅除良幣，劣譯驅除正譯。

這是傳統觀點。在大規模種群，如對比大規模無性生殖種群與大規模有性生殖種群，可以想像直軸是種群的突變頻率，橫軸是時間，而 A，B 和 C 是基因組不同地方產生的有利突變。這些不是有單一位點的多個對偶基因，而是三個不同基因，它們的結合是非常酷，因爲這改善生殖成功，保衛免受疾病等等。

在無性生殖種群，首先是 A 彈出，掌管種群，因爲它有優勢。在已有 A 的同一生物中，隨後有 C 發生，在此之前 C 已經發生過一次，但沒有結合 A。在無性生殖種群的直系後代，有利的突變一個接一個，因爲沒有「性」把它們結合起來。AC 在出現後不久死去，然後是 AB，而 AB 是優於 AC；生物已含有 A 和 B，C 才最後出現，由 ABC 接管。這是同源植株無性生殖干擾的過程。

在有性生殖種群，這些突變可以理解爲與無性生殖種群差不多同時發生，但經由「性」和重組迅速結合，ABC 組合較早時在種群中傳播，然後固定下來。

看看小種群，性仍然有優勢，但不是一如在大種群中那樣大。小種群成員數目較低，較少突變，所以較少遺傳變異。

想想種群的規模，種群的所有基因體是一張捕撈突變的網。較小種群捕撈得較少，因此有較少可以聚集的東西，小種群需要較長時間讓「性」變得有優勢，因爲必須等待那突變到來。在大種群，突變來得非常快，比較快。

「性」的成本

在**同型配子**生物中，成本是基因體稀釋，交配所需時間，被捕食的風險，性傳播疾病和有困難找到配偶。以下逐一介紹。

基因體稀釋的成本，是因爲參與有性生殖，已經決定你的後代只有 50%是你的基因，50%是另一方的基因；若然是無性生殖，基因 100%是你的。這就是基因體稀釋的成本。我認爲你可以推論出這間接也是孕育雄性的成本。

無性生殖不需要雄性。事實上，我們通常認爲無性物種只有雌性，原因是她們產卵。

看看酵母，可以有性或無性生殖；實驗測量的差異是無性生殖要用一小時，有性生殖要用八小時。我們做一個小小智力實驗。

拿一桶啤酒，放入一個無性酵母和一個有性酵母生物，讓它們歡歡喜喜去釀酒。一小時後，有兩個無性酵母，有性酵母只有一個。兩小時後，無性酵母有四個，仍然只有一個有性酵母。三小時後，無性酵母有八個，仍然只有一個有性酵母。就是這樣。

這種時間差異對兩種類型的相對適應度有巨大影響。所有其他條件都相同，無性類型只靠繁殖較快，已經席捲整個種群和完全排斥有性類型。啤酒幾乎 99.999％是由無性酵母製造。

其他成本當然是找配偶和交配需要時間，暴露於被捕食的風險。在交配過程中，配偶的任何一種疾病可以傳給你或後代。可能是來自配偶基因體的自私基因元素傳給後代。如種群密度低，很難找到配偶。進入深海，無性生殖的頻率增加，就是這原因。死亡鯨魚偶而掉下海洋底層，專吃這些屍體的生物彼此距離甚遠，會發現它們有較高比率是無性生殖或同期雙性體，比率是高於生活在近海面熱帶珊瑚礁附近的高密度種群。

在異型配子的最簡單的形式，雄性的成本是雙重成本。如雌性可以選擇無性生殖，會自問：「我應否有性生殖？有什麼成本？」算算孫子的數目：如果不生育雄性，通過雌性裔系就可以有兩倍多的孫女；如只生育女兒，會有兩倍多；這是因爲基因體稀釋效應也發生作用。因此異型配子生殖，加上基因體稀釋，這就是有性生殖的雙重成本。



Acarophenax[78]這個詞會出現好幾次，因爲這是引人注目又任性的蟎，我們感興趣是它引人注目的任性。Acarophenax 蟎是就近交配競爭的極端例子。許多蟎，不只是 Acarophenax，在腹部產卵，卵子在母體內孵化，兄弟姐妹在母體內交配受精，兄弟死去，姊妹吃掉母體。這是很引人注目的任性。

蟎媽媽的問題是應孕育多少兒子和多少女兒，才得到最多孫子？蟎媽媽有點擔心隔壁的女人和她可能做的事。所以蟎媽媽只孕育一個兒子，這是因爲一個兒子可以製造足夠精子授精所有他的姊妹。如孕育兩個兒子，有一些精子會浪費，可以用那卵子孕育另一個可受精的女兒。Acarophenax 和所有同樣的蟎實際上選定的解決方案是一個兒子，很多女兒。

這些有趣的自然歷史重點說明有性生殖是昂貴的，需要時間，沖淡基因；同型配子生殖的成本是任何有關孕育兒子的成本。若然兒子沒有帶來有性生殖的優勢，就會變得無關重要。

性的矛盾基本上這是經常，複雜和昂貴。正如釀酒桶的酵母例子指出，無性生殖應迅速取代有性生殖的種群。然而，看看生命之樹，大多數生物是有性生殖，即使那些我們認爲是無性生殖的，如細菌和病毒，實際上已經演化成類似有性。這似乎是一件好事。

有性生殖

傳統解釋認爲有性生殖加速演化和降低滅絕的可能性。但這有一個問題，在物種或群體的層次表達，還不足以保護有性生殖不受無性突變的入侵。原因是如果考慮物種的利益，這會導致物種在滅絕前能存活更長時間，而物種的世代時間，以數量級計算是比個體的世代時間長得多。

脊椎動物物種通常存活一百萬至一億年。個體存活以月或年計算。在物種層次和個體層次，事情發生速度的差異約爲 10^6。任何個體的優勢，例如無性生殖，要相乘幾千或幾百萬次才會在群體或物種頻繁滅絕之前，優勢才會見效。無性生殖的個體優勢似乎是每一代有倍增，經歷很多世代加起來就有很大的差異。無性突變應該時刻接管。但不是如此。

[78] http://tecnoculto.com/wp-content/uploads/acarophenax_tribolii.jpg

在解答這問題之前，我想提出一些有性生殖事物演化序列的事項。在原核生物，細菌和古細菌，修復受損於紫外線的 DNA 可能是非常重要。然後出現了有絲分裂和真核細胞分裂。一旦真核生物的祖先形成，有適當的細胞質和細胞核，就有了多種染色體，出現有絲分裂。這回到大概是十五至二十億年前。

有絲分裂重複和修改後，出現了減數分裂；減數分裂其實是非常，非常複雜的交響樂安排。只有在有絲分裂後，才會有同型配子生殖交配型，之後才有異型配子生殖的演化。異型配子生殖的演化實際上是大事，因爲最終導致雌雄的區別。要製造大小不同配子的東西，才可以有性擇。爲何發生這些事情的概念很有趣，因爲這是源於雌雄的差異。

其中一個觀點是更大的卵子將提高後代的存活率。同型配子生殖種群的個體可能在選擇中生產較大的卵子，因爲嬰兒存活得更好，也生產更多信息素。這些卵子能更好宣傳它們的存在。較大的卵子是較好的香水工廠。可以想像卵子是大型的濃濃香水工廠。

這是頻率依賴的選擇；一旦某些生物開始生產較大卵子，其他的一些可以決定：「我不需要生產較大卵子和投入很多體能，因爲別人爲我做了，我反而會盡力授精大量卵子。」它們被選擇生產精子。它們生產許多小配子，游得快又善於偵測香水。這是一種想法。

另一種關於異型配子生殖的想法，是這些大卵子有細胞質胞器；細胞質胞器本身有獨立的基因體，基因體的前身是線粒體或葉綠體或紡錘體。你不希望有一種情況要和細胞質基因體競爭，因爲如果這樣會得到無法控制的演化，細胞質發生微演化過程，可導致自私的線粒體或自私的葉綠體接管細胞質。

事實上是有線粒體癌症。有些情況是線粒體失控，最終線粒體塡滿整個細胞。你不希望出現這種情況。您希望細胞有相對良好調控，以及生化平衡的環境。雙親遺傳是細胞器只是來自父母的一方，通常是母親；雙親遺傳的一個後果是避免衝突。這對異型配子生殖的源起可能重要或不重要，但肯定是這得以保留的一個原因。

在談論突變和寄生蟲之前，回顧 August Weismann 早在 1892 年所說：「性有很多後果。」性已存在很長時間；當我們試圖發現爲何性原先有演化，我們處理的情況是自建立以來，原先的理由已被層層的適應所掩蓋。

必須分清性的原因和後果。但這在目前很難做到，因爲原先的「因」經被這麼多的二次「果」覆蓋。人們一再被愚弄，把「果」當作「因」。在某種意義上，實際上我們可以一直有條理討論和科學研究「性」的理由，但我們有困難，而且可能永遠有困難，去找出「性」源起的真正原因，因爲這發生在很久以前的不同情況，並且它有各種後果。

修補和突變

有什麼力量維持著重組？Alex Kondrashov 十五年前關於這一點寫文章，提出了四十三項，我只列出一些我認爲仍然是可信，可由實驗或比較來證實的假說。如你決定寫一篇這題目的論文，想知道人們給出性的源起和保留的理由，這份清單約有四十至五十項假說。

有兩項重要的遺傳假說。一個是修補，另一個是突變。在某種意義上，突變即是在種群層次的修補。也有生態假說。寄生蟲和病原體，以及它們構成的共同演化問題，現在許多人已接受是種群保留有性生殖的一個主因。另一個事實：重組傳播風險，而投注保險的方法是超越孩子是否會感染特定病原體的問題。可以想像把理由分爲兩大類：遺傳和生態。

原核生物已演化很多修補機制，很複雜但仍然在運作；微生物實驗室經常在研究。DNA 聚合酶本身校對糾錯。如一個核苷酸已被切除，不在序列，可以利用互補股補回，這需要一個雙股 DNA，不是單股 RNA。如只是處理一個單股 RNA 病毒，很可能有困難作出這樣的維修，因而有非常高的突變率。突變，往往是指補修不足的問題。補修機制實際上控制突變率。

真核生物有這類校對糾錯。有一些補修機制實際上需要雙倍體，所以要有額外染色體，要有兩個雙股 DNA 分子，其他的可以作爲備份。可以利用它來修復任何突變性損壞。

最有趣的是重組性修復；思考種群層面，最有趣的是重組性修復，因爲它分離出配子子集的缺陷。可以有五、六個基因體的突變。重組可以把它們組合爲一套配子，如這些配子死了，突變也不見了。通過天擇，重組修復分離株和丟棄基因的缺陷。

吸收和理解突變如何在小規模無性種群中積聚，這是很重要，因爲可以證明概念至少在理論上是成立的，可以在小種群中用實驗證實；這是任何無性生物一個嚴重和長期的問題。是這樣運作的。

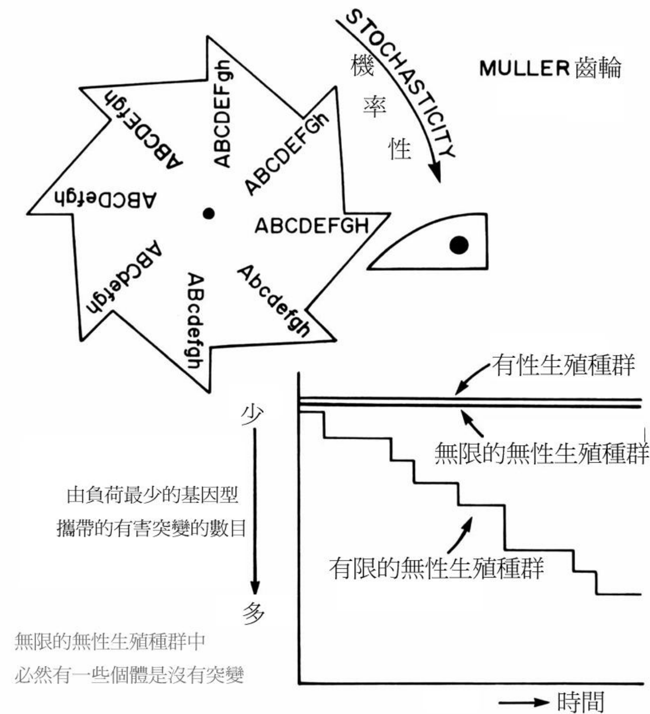
在一個小種群，有最少突變的生物「目」最終因爲漂變而消失。可設想開始時有一個完全乾淨的種群，假設是細菌。這小種群只有十個或二十個細菌，沒有任何突變。然後第一個突變產生，並最終在種群中漂變，然後固定。到了最後，小種群的全部生物有一個突變。

因爲他們都有一個〔突變〕，無法擺脫。這過程再次發生。然後他們有兩個〔突變〕等等。這導致有最少〔突變〕的生物目的突變數目不可抵擋的增加。最少〔突變〕的從零到一，一變二，二變三等等。受這情況影響的生物會是胚胎型的線粒體和葉綠體，以及古老的無性生殖生物例如蛭形輪蟲。

事情是這樣的：生殖成功和性狀或遺傳狀況被「小數定律」抹掉。隨著種群規模減少，天擇變得越來越無力。只是由於採樣問題，就會得到更多噪音；只有少數生物，因此相互關係不再緊密，變得嘈雜。

種群越小，隨機事件越重要。種群非常小，天擇很少有機會發揮，失去動力的原因是性狀變異與生殖成功的相互關係在少數任意事件的噪聲中丟失了。

如開始時的卵母細胞有兩個或三個線粒體，事情就會是如此；極少數線粒體進入卵母細胞，這就是遺傳瓶頸，在每一代線粒體都要通過瓶頸。可能有一萬個肝細胞，但如果卵母細胞只含有少數，它們會經歷漂變。



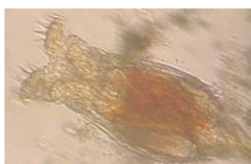
可以想像這是**機率性** stochasticity 在推動齒輪，有槓桿可以前進，但不能退後。大寫字母是有益的基因，小寫字母是突變；Muller 齒輪接掌這種群，剛開始時，有害突變通過漂變取代一個基因；然後是兩個，三個，四個，五個等等，從少至多，由負荷最少的基因型所攜帶的有害突變的數目（也就是種群中有最少有害突變的類型）在增加，適應度在下降。

這不會發生在有性生殖種群，不會發生在無限的無性生殖種群。無限的無性生殖種群規模夠大，總有一些個體是沒有任何突變，它們將繼續接管。但在有限的無性生殖種群中，Muller 齒輪會運作。重要的是細胞器 DNA 的 Muller 齒輪問題可以得到解決，例如，如線粒體有性別。有爭論線粒體是否有性別。

在哺乳動物，細胞器 DNA 的突變可利用通過封閉卵母細胞的配子選擇來解決問題。當雌性哺乳動物還是胚胎時，可能生產七百萬卵母細胞，然後在月經開始之前殺掉大多數，原來之一是它們捨棄線粒體可能已經積聚的突變。

蛭形輪蟲這些古代無性生殖生物又如何？確實有兩種可能性。其一是它們可嘗試和安排他們的生理，以擴大任何突變的效果。有人提出這假說，我覺得難以置信，但外界是有這項假說。

若任何突變的嚴重程度足以殺死突變所在的一切，突變沒有機會積累。有害而不致命的突變才可以積累。邏輯上這是可能，但我覺得在生物學是難以置信。或者它們可以始終維持著非常大的種群，漂變不成問題。大多數古老的無性生殖事物至少都有龐大的種群，不是無限，但肯定是龐大。



蛭形輪蟲 bdelloid rotifer 有辦法逃脫這些問題。採下一些苔蘚，用蓋子封好，有些蛭形輪蟲會走出來，地球每一角落都有踪影。儘管它避開了突變的問題，我們不知道它是如何處理病原體和寄生蟲。



在性的演化背景中理解共同演化這概念，寄生蟲是主要方法。紅色女皇是什麼一回事？《愛麗絲鏡中奇緣》中，愛麗絲如在夢中，在棋盤上努力向前走八步，就可以升級爲皇后。紅色女皇來到，並說：「愛麗絲，在這場遊戲中，你要盡量跑得快，才可以留在原地。」

因此，這被稱爲紅色皇后假說：在演化中，生物盡可能快速演化，但其實沒有增加適應度，也沒有減少其長期滅絕的可能性，因爲寄生蟲和病原體在環境中共同演化，並駕齊驅。這被稱爲紅色皇后，傳達的意思是在共同演化的軍備競賽，必須盡可能跑得快，才可能停留在同一地方。



這需要宿主有抗體的遺傳變異；病原體有致病的遺傳變異。可以看到水蚤和它的寄生蟲，可以看到作物和它們的病原體。有一些已被徹底研究的體系似乎可以證實這假說，這是一些數據。

受感染的百份比		大水蚤複製本								
		A	B	C	D	E	F	G	H	I
寄生蟲	A	100	0	0	11	89	0	89	0	11
	B	11	33	11	0	0	11	11	22	0
	C	0	13	11	11	11	22	0	33	0
	D	0	0	11	22	0	0	0	0	0
	E	0	0	11	0	0	0	0	0	0
	F	0	11	11	0	0	0	0	11	0
	G	0	0	0	33	0	0	13	0	11
	H	0	11	22	22	0	11	11	67	38
	I	13	22	22	0	13	0	0	11	13

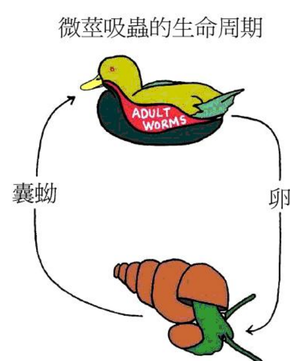
這是其中一例，複雜的表格。希望你能夠解讀這樣的東西。這裡有九個從湖水分離得出的水蚤複製本，從每個複製本抽出寄生蟲。寄生蟲是巴氏桿菌，感染水蚤的體腔和閹割水蚤。寄生蟲往往閹割宿主。

這些數字是感染的百分比。可以看到，例如，這巴氏桿菌菌株有不賴的能力感染宿主，但感染其他水蚤複製本的能力很糟糕；在 E 和 G 做得相當不錯，但在 B, C, F 和做得很差勁。另一種說法是：「寄生蟲在那裡做得好？」答案：只是在一些複製本。

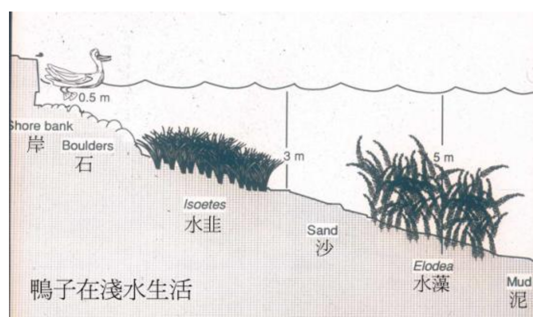
再問：「水蚤是如何對待寄生蟲？」在這一列可以看到，D 型實際上對任何外界的東西有很強的抵抗力，在最壞的情況會受到從複製本 G 走出來的寄生蟲侵襲。從這些數據可以總結自然種群中，抗體是有遺傳變異，毒性是有遺傳變異。

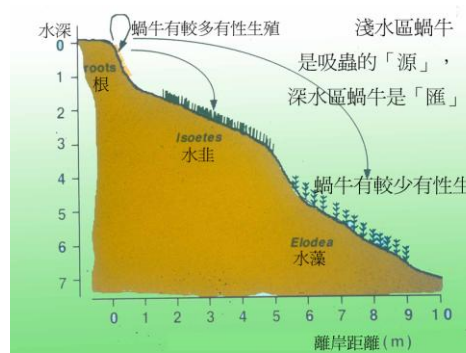
這些寄生蟲是以抗性來選擇宿主。宿主以寄生蟲的毒性來選擇，但寄生蟲必須保持在不同宿主之間走來走去。寄生蟲的選擇是以日數計算，隨著有抗體的宿主增加頻率，某一寄生蟲的病發率下降。要維持有「性」，就是需要這些。因此，這看起來很有道理。

大自然還有一個例子已被詳細研究，這就是在新西蘭南島一個美麗湖泊，生活在蝸牛和鴨子的蠕蟲。研究這東西的科學家，來到世上最美麗的地方，穿上潛水衣，潛入寒冷的水裡，研究這些東西。科學家的行爲是難以解釋。



微莖吸蟲 microphallus 的成體是雌雄同體，生活在鴨子的腸道並交叉授精產卵。蝸牛吃了卵子，卵子孵化後生產囊蚴（幼蟲），九十天左右有數百至一千囊蚴排出體外。鴨子吃了囊蚴，囊蚴在鴨子體內成長，二十四小時已經可以產卵，完成生命週期。要完成整個共同演化循環，吸蟲要適應蝸牛和鴨子兩種宿主。在這過程中，蝸牛喪失生殖能力。既然微莖吸蟲是雌雄同體，而囊蚴產自同一卵子，同時進入宿主，交叉授精等於自我授精。[79]





新西蘭湖泊就是這情況。鴨子在淺水區生活，吸蟲囊蚴從鴨子體內排出來，感染蝸牛。它們只能在淺水區完成這循環，因爲鴨子不會潛深水吃蝸牛。

從蝸牛體內走出去進入深水區的吸蟲是來自一個「源」；它們進入深水區的「匯」，變得對蝸牛不適應，跟不上蝸牛在這裡的演化，因爲幾乎進入蝸牛的東西都是適應淺水區。因此，淺水區的蝸牛有較多有性生殖，深水區則較少。而這是非常短的離岸距離，也許只是 20 或 30 公尺。唯一的區別是水深，以及循環是否完整。當循環被打破，寄生蟲無法完成其有性生殖的生命週期，它在軍備競賽中輸給蝸牛。蝸牛不需要有性生殖。無性生殖接管，並在種群中擴散。

有性生殖的優勢

無性生殖很少有雙重優勢。通常在動物中這是有點困難，例如無性生殖的昆蟲，生殖力只是有性生育昆蟲的 2/3。無性生殖的植物無需授粉，較佔優勢，生殖力是有性生殖植物兩倍以上。周期

[79] 這一段參考 http://www.indiana.edu/~curtweb/Research/About%20Microphallus.html 修改原文不詳盡的資料。

性孤雌生殖的生物有水蚤，一些蚜蟲，一些甲蟲；有一系列的無性生殖世代，然後跟著有一個有性生殖世代；分析這些生物，結論是不需要很多有性生殖，但需要一點點。每隔十至一百世代可以有一個有性生殖的世代，幾乎等同每一世代都是有性生殖一樣有效。

在哺乳動物和鳥類，有性生殖沒有成本，因爲不可能有無性生殖，這是因爲早期發育需要來自父母雙方的基因以相輔相成的方式激活。當胚胎還是非常細小，只有幾個細胞，就必須有父親的某些基因激活，然後是母親的某些基因，然後是父親的某些基因，然後是母親的某些基因；必然要是這樣的連續方式，否則不會有發育。

這意味著無性生殖變得不可能。整個發育序列只靠母親的基因已可以完成，無性生殖才可能發揮作用。顯然以前有一個演化的軍備競賽過程，可能涉及解決衝突，導致鳥類和哺乳動物現有的發育。

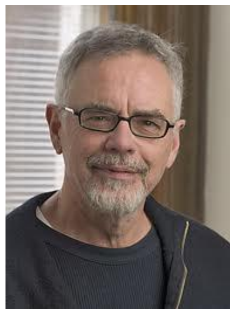
這有點兒諷刺。有性生殖有這麼多優勢，很難解釋無性生殖。這些蛭形輪蟲是如何生存？我們可以容易理解無性生殖爲何一再發生和擴散，擴散可以快如破竹；短期成本低，長期成本高。長期成本就是病菌和寄生蟲，即使可以解決突變驅動 Muller 齒輪的問題。如看看生命之樹，可以看到無性生殖類型在枝幹上方，它們的祖先在枝幹下方，是有性生殖。

大多數無性生殖類型不是太古老，通常是在五萬至十萬年之間，有極少數比這更老。似乎這些力量長期以來已迎頭趕上，比對它們趕盡殺絕有性生殖類型，它們趕盡殺絕無性生殖類型更爲迅速和普遍。

對重組有很好的個體選擇解釋，無需提出組群選擇或物種選擇。有很多解釋。似乎相當普遍的是補修、突變、寄生蟲。這些肯定可以由實驗證實。我們不明白古代無性生殖生物是如何存活下來，這是懸而未決的問題。有性生殖有一些非常重要的宏演化的後果。

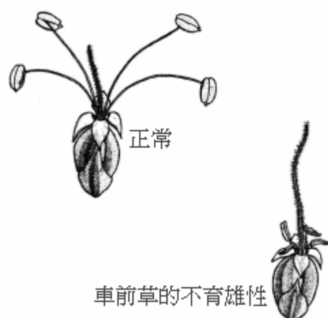
也許最引人注目的是物種的存在。如果沒有有性生殖，大自然不會有稱之爲物種的東西。相反只會有複製本不斷分裂，不斷填補生物形態的空間。有性生殖做到的，是集合多個種群，導致它們的基因體共同適應，分隔各樣互有關連的物種。另一是無性生殖的發育系統分佈。這是在生命樹枝幹之上，不是主幹。下一課討論遺傳衝突。這在有性生殖比無性生殖更容易發生。

第十講：基因體衝突



今天談論演化衝突，這是演化生物學與其他學科以有趣方式接觸的範疇，包括人文科學。我今天早上看了《自然》有評論關於 Robert Trivers 生平的舞台劇，這是他的照片。劇情是有關這位受困擾的年輕哈佛天才提出利益衝突和諸如此類東西的概念。演員在舞台演示年輕的 Trivers 如何受折磨，抽大麻和類似的東西，而他的偉大意念不爲哈佛教員認同，終於很厭惡地放棄，去了 Santa Cruz 遇上 Huey Newton 和黑豹黨這些事情。一個男士在劇院後座偷笑，劇終後前向演員道賀，說：「你的演出維妙維肖。」他就是 Robert Trivers，現在是 Rutgers 大學的教授。

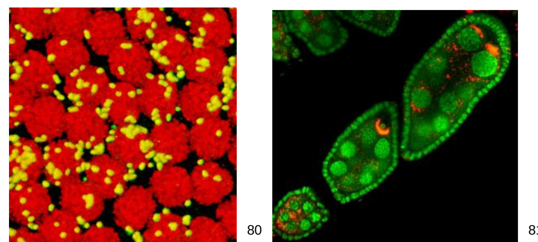
我們今天談論有趣的東西。你要知道第一部分是有充分理由，有實證支持的科學實驗，我提出的結論相當可靠。之後我會探討一些猜測的東西，結論並不可靠，但非常有趣。先說清楚，當我從可靠轉移到猜測，我會給出信號，不想大家們認爲猜測的東西是刻在石頭上。



多層次的選擇和基因體衝突

先看看這些植物的花朵。這些是車前草的花朵。在草坪很容易挖出。世界各地常見這種簇生植物，它有兩種花：一種有雄性和雌性部分，另一種只有雌性部份，而不育雄性部份大大縮小，幾乎不存在。演化的性別比例理論告知我們，事實上從核基因的觀念來看，性別比例最好是 50:50；雌雄功能各 50%。

然而，眼前這生物明顯破壞了這 50:50 的性別比例，只孕育雌性。原來控制這形態開關的基因是在**細胞器** cell organelles，不是在核基因體 nuclear genome。細胞內的細胞器含有的基因，無論是線粒體或葉綠體，只能通過雌性功能進入下一代，即是通過卵子，不是通過花粉傳播。基因把它們佔據的生物轉變爲純粹雌性，是符合它們的利益。從植物的外部形態可以看到是何等引人注目。



（左圖）果蠅卵巢細胞被 Wolbachia 細胞質細菌（黃色）感染

（右圖）果蠅生殖細胞被 Wolbachia 細胞質細菌（紅色）感染

[80] http://www.cosmosmagazine.com/news/1556/bacteria-generous-with-their-genes
[81] http://microbewiki.kenyon.edu/images/e/e0/Confocal2.jpg

當昆蟲和甲殼類動物感染沃爾巴克氏體 Wolbachia 細胞質細菌，也有同樣的過程。沃爾巴克氏體細胞質細菌爲了本身的好處，只發生在雌性，因爲它們只能通過卵子進入下一代，不能利用精子。沃爾巴克氏體把身處的生物變得雌性化，在某些情況下會殺死雄性，使不能發育雄性後代。這些情況出現有利益衝突，因爲在兩個不同層面有選擇：在整個生物的層面，以及在細胞之內的細胞質細胞器。

講座最後二十分鐘討論我們自己的基因組，看到有趣的事情。無論是通過階層選擇或信息傳輸的不對稱，如果有潛力可能產生演化衝突，就可以看到即使在原則上我們不是你心目中穩定的整體。

這和人類景況有何相干？深入看看基因體：

「理解到基因體之內可能有衝突，或許最有意義的教訓是哲理方面。我們見到即使在原則上，我們不是一些哲理學派希望我們是這模樣：是穩定的整體。當我們面對痛苦的決定，當我們不能解釋我們的決定，當**內心深處似乎爆發內戰的痛楚**，也許這可能是一些安慰。

W.D. Hamilton

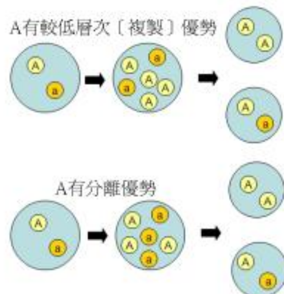
Hamilton 提出了**親屬選擇** kin selection，寫了很多有關演化衝突的文章。他很有詩意，喜歡俳句，尤其喜歡松尾芭蕉的名作《奧州小路》；松尾芭蕉是最偉大的日本俳句作家，是 Bill 的心頭好。

階層選擇

我們今天討論的內容，有一些有趣的影響；內容大綱是**階層選擇** hierarchical selection 如何生成基因體衝突。先強調一點：有性生殖出現衝突的機會大於無性生殖。我會提到單親傳播細胞質基因體可能是解決衝突的方法。然後我會談到哺乳動物的基因印記以及親代與子代衝突。



衝突可以在兩種情況下出現。其一是俄羅斯娃娃的情況：多層次的階層選擇，一個選擇過程是包含在另一個選擇過程，例如減數分裂驅動器和癌症。另一個情況是傳輸不對稱，因而系統的不同遺傳因素不遵循相同的傳輸途徑。細胞質細胞器是典型例子：只能通過母系，不能過通過父系。核基因是通過父系和母系繼承。細胞質細胞器有明顯不同的繼承方式。



想到兩個層次的選擇，事實上有兩件事可能發生。例如，這裡一個大物體包含著兩個基因實體。如果 A 在較低層次有複製優勢，就可以只建立更多本身的副本，然後在這個大物體分裂和繁殖時，它最終會有較多副本，因爲在這階段它繁殖得更快。

想想酵母菌的小菌落突變體，這是線粒體突變，作用是削除線粒體基因體的一大塊 DNA，使線粒體基因體可以複製得更快。當然，如果拿走一大塊線粒體基因體，線粒體不能充份爲存活所在的細胞生產很好的能源。

線粒體取得個別優勢，但損害存活所在細胞的利益。事情就是削除了 DNA 的線粒體可以複製得更快，在較低層次建立複製的優勢。

兩個層次選擇另一可能是有分離的優勢。在較低層次，每類型的副本數目相同，但在形成的過程中，例如形成配子，在任何複製過程中，不論是有絲分裂或減數分裂，如果有分離優勢，其中的一個會進入較多副本。數目相同，然後只是在生產新細胞的過程中取得優勢。想想減數分裂驅動器，這是分離優勢的典型範例。

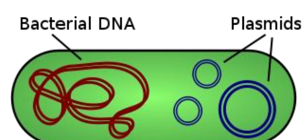
酵母菌的小菌落突變體，基本上是線粒體基因體有缺失，使得較短基因體複製速度更快，在細胞中建立較大的種群。然而，在較高層次有劣勢，這就是新陳代謝有缺陷。結果是細胞譜系滅絕。在實驗室研究酵母：研究一代又一代的酵母菌大種群，這些小菌落突變不斷出現，蔓延，然後消失。它們在較低層次有複製的優勢，但對包含著它們的細胞有很高成本，它們就會消失。這和癌症幾乎完全一樣。

在無性生殖裔系，原則上唯一的可能衝突是包含在一個選擇過程中的另一個選擇過程；如較低層次的反應不同於較高層次的反應，就可能有衝突；較低層次的好事是較高層次的壞事。小菌落突變是很好的例子。

沒有橫向水平傳輸，因爲沒有有性生殖。兩個獨立裔系沒有接觸和混合，世世代代各自分開。因此，較低層次的反應不能逃離較高層次反應的命運。如有重大衝突，重大成本，裔系會滅亡。，這是推動無性生殖滅絕的一些事情。

在有性生殖的裔系，有性生殖造成核基因體的遺傳變異，有可能創造機會讓非染色體的遺傳成分改變宿主；特別有趣的是它在細菌中就是這樣。在有性交配時，有一些機制形式上類似病原體傳播；你咳嗽時放出病毒感染室友，這是因爲基因體從你的身體橫移到另一生物，在那裡繁殖；這些事情有性生殖中有很多機會發生，從一個細菌到另一個；當然在我們這樣的生物也是如此，從一個生物到另一個生物。

有性生殖的成本，一項是可能創造基因體之間的衝突。這不是直接指出如淋病和梅毒這些性病，而是遺傳元素可能影響其他細胞的基因體。



舉例來說，細菌**質體** plasmid 和染色體可能有衝突。談談細菌基因的一些背景。細菌通常含有質體，這些東西是小圓形遺傳分子，生活在細菌胞漿，可以想像質體是基因寄生蟲。其餘的細菌基因體是一個大型的單一環狀染色體，黏附在細菌的細胞壁。想像細菌是一個氣球，有一根圓形橡膠圈黏附在細胞壁，在氣球中漂浮著許多更小型的質體，質體含有染色體 DNA 和質體 DNA，但即使沒有染色體 DNA，也可以自我複製。[82]

[82] http://learnsomescience.com/microbiology/dna-organization-in-prokaryotes-and-eukaryotes/，這一段部份內容參考網頁修改。

質體常常含有對抗生素耐藥基因的細菌元素，當抗生素存在時發揮作用。其他質體會製造有毒性的解毒劑系統，令宿主細胞對質體的存活上癮。它們所做的就是保護本身的細胞，產生化學物質以破壞不含質體的細胞。

這是一般原則。如製造長距離毒藥和短距離解藥，可以保護身處的環境和破壞競爭。任何沒有透過質體取得解藥劑的細菌細胞，只會得到毒藥並因而死亡。這改變了較高層次的選擇動態，這質體會在種群中蔓延。

從某種意義上說，與此近似的是**偏差分離（不等數分離）**segregation distortion。有一種基因首次在小鼠中發現，這很重要；這只是發育生物學的隨機意外，這偏差分離恰好導致老鼠有短尾巴。這只是多效作用的一個意外。這基因影響小鼠的偏差分離和尾巴長短。可以想像影響尾巴這事實只是一個印記，有點像有一個報告基因。簡化有關情況，只考慮兩個對偶基因。有一個 t 和一個正常的對偶基因稱之爲+。在染色體同一位置有這基因的兩個版本。如果有特合子 tt，這會是致命或不育。如這是唯一發生的事情，你永遠不會看到，它會很快死去。

如小鼠有帶 t 和+的雜合子，小鼠生產 90 到 100%含 t 的精子。這又是利用長距離毒藥和短距離解毒系統。小鼠睾丸有製造精子的細胞，一些有 t，一些沒有；有 t 的精子製造毒藥，這會殺死沒有 t 的精子。兩種精子都在睾丸比鄰而居，帶 t 的精子也製造解毒劑，但只在本身精子內有效。就是這樣在睾丸內消滅了競爭，最終生產 90 至 100%含 t 的精子。

因此在配子層面有層次的選擇。直至雙倍體個體的層次有含 t 或不含 t 的選擇，因爲在這層次 tt 純合子要麼是致命，要麼是不育。

如 tt 純合子沒有死亡，它們的適應能力有小規模，低於致命的減少；如這部分不成立，t 就會蔓延，最終蔓延至整個種群，人人都得到解藥，再沒有任何分離偏差，一切恢復正常。如果是這樣的話，一旦 t 接管種群，就沒有更多的分離偏差。

這引伸出有趣的可能性：大多數物種以前可能有分離偏差，只是到了現在不再可以觀察，因爲偏差已經固定。事實上是沒有任何簡單方法可以檢測。可能從例如減數分裂公平性這些歷史會看到這方面的痕跡，但不能輕易找到遺傳或生化的證明，指出我們本身的基因體有偏差分離因子。很可能我們是有的，但我們不知道。

細胞核和細胞質之間的衝突又是什麼一回事？任何複製速度更快的細胞質基因體都有分離優勢，因爲沒有任何減數分裂的機制可以保證細胞器公平分離。染色體是由紡錘體控制。它們在細胞中央的細胞板排列，製造兩個副本。紡錘體抓住一個副本，向這一方拉扯，另一個副本向這一方拉動。這是很公平，正好是 50:50。

細胞器在漂浮。當細胞分裂時，細胞器不黏附紡錘體；如果它們可以製造更多本身的副本，就有更好機會進入分裂中的細胞。

如細胞質基因體有雙親遺傳，這意味著在同一細胞質 cytoplasm 有不同基因，互無關係的線粒體 mitochondria；也有不同基因，互無關係的葉綠體。其後果將會是衝突，表現爲一種細胞器癌症。如只是從父母一方取得細胞質基因體，它們很可能是相同的基因型；在過去有任何這樣的過程將會保證只剩下在父或母一方，因此彼此沒有衝突。事實上，大家都只能含有來自母親的線粒體。人類有來自父親的線粒體是極爲罕見；只有十億分之一的機會。

衝突發生在一些悠久的細胞層面情景。在未談論衝突導致人類的生殖問題之前，先要強調這關於演化的看法聽來不是全是追求全是最好，各適其適的美妙世界。關於演化的看法是衝突不斷，在某些情況下從來沒有解決，這意味著在某些情況下，雙方都持續付出代價。這是完全不同的方式看世界。如果要從人類條件的演化觀得出一些簡單要點，稍後會看到其中一點是有些長期衝突可能從未解決。



[83]

生殖的問題

哺乳動物的母親和胎兒有衝突：母親應對胎兒投入多少。這衝突的症狀是妊娠毒血症（胎盤血管發育不良，未能取得足夠血液輸入）和糖尿病。父親和母親爲了母系供養有衝突，這些都與發育基因的遺傳印記有關，嬰兒大腦有表達演化衝突導致細胞內的干擾和拉扯，有認爲這是與精神病有關。這是基礎穩固的科學和猜測的分別。這些事情發生的場地就是胎盤和子宮以及發育中的大腦。這是概念的序列，以下是知識簡史。

親代子代衝突

1961，62 年，Bill Hamilton 想到**親緣選擇** kin selection，認爲基因可以增加適應度，或是通過自我軀體的作用，或是影響爲了改變親緣生殖成功的行動，而基因可能已在親緣中存在。然後，Bob Trivers 把 Bill 的設想發展爲親代與子代的衝突。我已多次提到親代與子代的衝突；情況是這樣的。

母親與所有她的後代有 50%的關係，她有興趣確保每後裔都有平等機會，因而有孫子一代。把觀點切換到後代的立場：它與本身有 100%的關係，與全同胞有 50%的關係，與半同胞只有 25%。從主角後代基因的觀點來看，它希望獨霸母親對潛在同胞的投入，直至本身孫一代的機率是完全

[83] http://www.consumerreports.org/health/conditions-and-treatments/preeclampsia/what-is-it.htm

匹配其他同胞孫一代的機率乘以關係的程度。如物種是雌雄各一，將會是全同胞 full-sib；如物種是一雄多雌，一雌多雄，將會是半同胞 half-sib。這就是 Bob 的見解。

Bill 因爲親緣選擇獲頒 Crawford 獎，這是演化生物學的諾貝爾獎；Bob 也因爲親代和子代衝突而獲獎。獎金大概是六，七千美元；和諾貝爾獎一樣，都是在瑞典在斯德哥爾摩頒獎。這些概念被認爲是偉大，重要的思想。

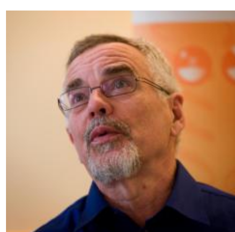
David Haig 拾起 Bob 的想法，他說：「不僅是親一代和子一代才有衝突。」這衝突是通過懷孕時有印記的基因。父母之間也有衝突，衝突是爲了母親應投入嬰兒和嬰兒從母親拿走的數量多少。

如父親把基因放入嬰兒，該基因從母親提取的數量是多於母親願意供給，父親直至某一點是取得優勢。這不是絕對，只是說投入有一個範圍，多給予嬰兒是不利母親，但對父親有利。這是由基因體印記協調。

簡史最後一章是 Bernie Crespi 和 Chris Badcock。David Haig 認定懷孕期間的衝突可能多是由基因協調，這些基因是在胎兒和胎盤中互動；Crespi 和 Badcock 想到把這衝突延伸到哺乳期，在孩子斷奶之前；衝突表達在嬰兒大腦的基因。這樣的拉拉扯扯是處於演化平衡；如這被干擾，Crespi 和 Badcock 認爲導致心理病。



Bill Hamilton 死於 2000 年，他試圖在剛果找到愛滋病源頭。他去了 North Kivu，看看能否找到與 1950 年代後期脊髓灰質炎疫苗中 DNA 匹配的黑猩猩 DNA。當時有假設愛滋病毒是通過小兒麻痺症疫苗進入人類。這被證明是錯的。但 Bill 在旅程之後死去。

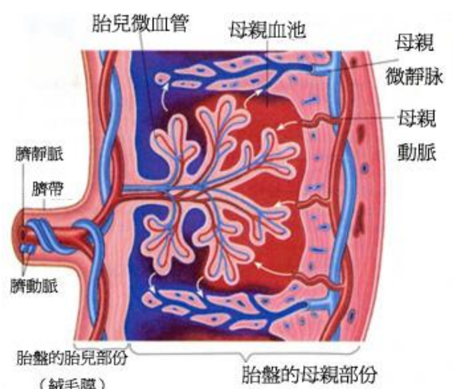
   

Bob Trivers 現在是 Rutgers 大學的教授。1969-71 年，他是哈佛大學研究生，想到親代與子代衝突的假說。David Haig 現在是哈佛大學教授，他觀察到雄性和雌性生殖細胞的差異印記與胚胎控制生長之間有很有趣的聯繫。Bernie Crespi 在加拿大溫哥華的 Simon Fraser 大學，Chris Badcock 在倫敦政治經濟學院。以上幾位想到在人類表達的演化衝突這些概念。

前天晚上電視台有一條本地新聞，Jacob Lykke 剛發表了**先兆子癇** preeclampsia 的研究，進一步解釋耶魯大學醫學院的研究，揭示重要的妊娠併發症後果；有先兆子癇的婦女日後的健康更糟糕。這是延續了這想法。耶魯醫學院婦產科已經留意這些東西。

好了，讓我們看看邏輯。母親和胎兒之間對母親供給的衝突基本上是這樣：胎兒被選中，是要提取多於被選中母親所供給。胎兒與本身的關係是 100%。母親與每一個後代有 50%的關係。胎兒希望從母親取得更多。母親想收回一些，讓每一個後代得到同樣份量。胎兒的方法是利用胎盤組織，向母親分泌荷爾蒙來操控她的新陳代謝。

胎兒也會利用形態的方法。胎盤的胚胎組織粗暴侵入母親的組織，與母親的血液循環建立更緊密的聯繫。看看胎盤細胞的起源，那裡有衝突的形態故事。母親經歷的症狀是高血壓和與懷孕有關的糖尿病，尤其當這有點兒失去平衡時就會發生。子宮內的嬰兒想從媽媽獲得更多，可以做兩件事。可以提高她的血壓，迫使更多營養物質穿過胎盤屏障，也可以控制她的新陳代謝，因此有更多血糖。過量的話，母親就會生病。



胎盤的胎兒部分可以看到入侵性血管。營養交流在母親的部分發生。

背後的演化邏輯是這樣的：看看父母之間的衝突，如果有其他父親，這父親與這母親的後代沒有關係。順便說一句，我準備提出的一系列聲明，聽起來像人類從事絕對離譜的道德實踐。

這些邏輯不是必然在目前的演化過程中，在目前的人類人口見到，因爲可以證明在小鼠有這些影響，而我們和小鼠約六千萬年前是有共同祖先。在小鼠和綿羊和人類發現的許多機器是共享的，很可能與很久以前哺乳動物祖先的一雄多雌制有關，或是沒有一雄一雌制。或許這可能依然繼續。

雄性和雌性的生殖可能性是不對稱的。父親的生殖成功取決於他的成功交配。母親的生殖成功取決於她個人能夠承受多少後代。說得粗魯，男生可以和其他女生生育幾個子女，而她只能處理這一個。



這位摩門教徒是一夫多妻制。他有兩個妻子。同一房的男孩與女孩的關係是 50%，與另一房子女的關係是 25%。記住這情景。諸如此類的事情正在推動選擇模式。在今天的人類社會很少見，在以往可能較普遍。

這和**印記** imprinting 在什麼關係？印記又是什麼？印記是基因**甲基化** methylating 的進程；爲基因添上印記，即是關閉基因；如基因甲基化，就不會被轉錄。在若干情況印記是有用的，是在發育時控制細胞命運的表觀遺傳機制。

今天談論的印記是特殊的一種，是性的差異印記，在軀體發育以決定細胞是否變成肝細胞或腦細胞時不會發生，這是發生在父母的生殖細胞，剛好在生產配子之前。要點是父親爲某些基因添上印記，把它們關閉，而母親爲另一些基因添上印記，把它們關閉。

在生殖細胞中已有印記的基因，不會在胚胎表達，然後這些基因在成體的生殖細胞中重新編序。成體可以是雄性或雌性。當下一代製造配子時，不會按照嬰兒時的印記模式製造，而是按照符合本身性別的印記模式。

事情是這樣的：父親關閉的基因是下調胚胎的生長，母親關閉的基因是上調胚胎的生長；這是雙重否定，因爲父親關閉的東西是爲了母親的利益，而母親關閉的東西是爲了父親的利益。但結果是父親試圖編程胚胎提取超過母親準備給予，而母親是在抵抗。

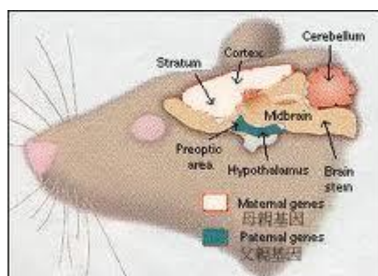
當平衡受到擾亂，才能看到這回事。有幾個方法可以擾亂平衡。可以通過基因改造小鼠，所選擇擾亂平衡的基因就是作出印記的基因。如突變或刪除這個基因，觀察結果，其效果大約是出生體重或加或減 10%。

如母親基因沒有發揮作用，只有父親的利益得到表達，胚胎體重增加約 10%；反過來的話，胚胎體重減輕約 10%。這情景也有事實支持：觀察體內的所有基因，只有約 100 或 200 個是有印記。只有少數是在母親和父親有不同印記，而這些正好大多是控制胚胎的生長。

這是非常特殊的一套基因，顯然是關乎胚胎生長的特別功能，而不是身體內基因所做的數百萬其他事情。到此爲止，可以利用小鼠做操縱實驗，也有利用羊，情景都是一樣。



以下是猜測的部份。重點是胎盤，胎盤的細小偏差對兒童或母親有好處。大偏差對兩者都是成本昂貴。正常情況可能是會有小偏差。印記模式受到真正破壞，失去平衡，才會有大偏差和疾病；想像拔河比賽，一方輸了。



其餘的基因在哪裡？在大腦。這是性別差異的印記基因，在母親和父親有不同的印記，不會控制胚胎生長或在胎盤中表達，而是在大腦表達。

這是 Crespi 和 Badcock 的想法。偏向父系的基因表達，結果應當是比較自私的後代，應該是嘗試向母親爭取更多，應該是通過嬰兒的行爲，而不是通過胚胎的生理。偏向母系的基因表達，結果應該是聽話的後代，讓母親放鬆和爲下一位嬰兒儲存營養。

我們不能一如敲除小鼠基因那樣對人類實驗。Crespi 和 Badcock 所做的，是檢視神經基因症候群，單一個基因的效應，以及特發性精神疾病，看看大腦的拔河比賽受到干擾時發生什麼事。

David Haig 在 Bernie 之前已經留意到這可能最明顯的觀察：15 號染色體的印記基因，在大腦中表達：如母系副本被刪除或修改，會有一種症候群，父系副本只印記在大腦中，不是印記在身體其他部位。如同一基因的父系副本被刪除，母系副本被印記，會有另一種症候群。



母系副本被刪除，父親利益過度表達會有天使人[84]症候群（Angelman syndrome）。天使人症候群嬰兒有長期哺乳，經常啼哭，語言和行動發育遲鈍和不協調的病徵。患病孩子笑咪咪，不能集中精神，過度活躍和不願睡覺，是很難管教的兒童，有很高的自閉症比率(40-80%)。身體特徵：頭部細小，腦電波不正常，斜視等等。[85]



母親利益過度表達會有小胖威利症（Prader-Willi syndrome）。患病嬰兒不願進食，哭聲微弱，不活躍或昏昏欲睡。一歲至開始飲食過度，導致痴肥。智商低，性腺發育不良。嬰兒和小孩時期沒有行爲問題，成年人精神病比率高（30-70%）。臉龐有特徵：窄面，前額窄，杏仁眼，輕度斜視，薄上唇，嘴角下垂。[86]

Crespi 和 Badcock 建議，如胚胎發育時，大腦有不平衡偏向父系表達印記基因，嬰兒的出生體重較重，大腦較大，成長較快，母親付出較多。母親付出的代價是因爲自私，以自我爲中心的認知和行爲；母親和兒童都承受不同程度自閉症的任何壞影響的代價。

如母親的利益過度表達，胚胎發育時，出生體重較輕，大腦較小，單側腦區較小；成長較慢。對母親的好處是兒童更容易照顧。後代有精神分裂行爲的代價。精神分裂行爲最終也是母親的代價。

看看幾種疾病簡介。



自閉症

偏向父系表達的印記基因的效果。胎兒發育：出生體重可能較重，大腦較大和較爲側化，發育較快。子女自私，以自我爲中心的認知和行爲從母親

[84] 譯註：天使人症候，不是形容患病兒童笑咪咪。這症候首先由英國兒科醫生 Harry Angelman 在 1965 年發現，因而命名。

[85] http://www.angelmanforum.org/。內容根據 http://www.angelmanforum.org/viewtopic.php?t=116 修改。

[86] 圖片：http://www.aafp.org/afp/2005/0901/p827.html。部份內容根據 http://www.med.umich.edu/yourchild/topics/praders.htm 改寫。

取得利益，母親有代價。因爲自閉症譜系表現型的負面方面，最終母親和子女都有代價。[87]



詩人 Sylvia Plath 是精神病患者，後來自殺了。**精神病**是偏向母系表達的印記基因的效果。胎兒發育：出生體重較輕，大腦較小和較小側化，發育較慢。母親因爲正向分裂型認知和行爲而有得益，子女有代價。因爲精神分裂風險增加和負向分裂型，最終母親和子女都有代價。



自發性精神分裂症 [88]

出生體重輕，生長緩慢；頭部／大腦體型小；語言能力優於視覺-空間能力；誦讀困難症；基因基礎與興奮抑鬱症，嚴重抑鬱症和分裂症有重疊。[89]



自發性自閉症

出生體重較重或標準；身體發育較快，巨頭畸形，高識字能力；視覺-空間能力優於語言能力，從中可得出白痴學者症候群。[90]

這是有關的證據。這不是實驗，但可以從文獻和很多研究總結：「如嬰兒大腦過分表達父系利益，或過分表達母系利益，看來好像和預期的有相關。」

如利益衝突的演化和精神疾病的關係能夠實際上成立，這是我所知道最重要的關係。這完全是出乎意料。從來沒有人想到自閉症和精神分裂症的另一解釋，是來自親系選擇以及親代與子代的衝突。在六十，七十，八十和九十年代，當然這是完全沒有料到。

提醒各位，以上談到利益衝突的演化與精神病的關連全是猜測。實際上，這是目前相當激烈研究的題目。研究學報的年鑑多的是被事實殺掉的美麗構思，這一個很可能也是如此。我們必須耐心，看看會發生什麼。我希望傳達給大家的信息：大膽猜測在科學方面是有角色的，實際上也使整個過程非常有趣。

昨天我和 Bill Feldman 吃中飯，令我想到要做一件事。Bill 修讀這課程，因爲他是政治科學家，有興趣知道演化學會怎樣討論政治。所以我希望大家記住研究基因體衝突得出的一些衝突決議。

---

[87] 圖片：http://c2.api.ning.com/files/2xOXvKfSQf*JE5w6FQ*DYCu5Y1-ZhBqa8pslYGYqASC2jSLwkbO6*H0DUPh7DcgZkH9CjXEf0ZX3y5srwtyak-5TTGTU4yr*/autism.jpg

[88] 「自發性」的意思是不明病因。

[89] 圖片是電影劇照：《飛越瘋人院／飛越杜鵑院》One Flew Over the Cuckoo's Nest (1975)

[90] 圖片是電影劇照《雨人》Rainman (1988)

要擺脫衝突，就要競爭要素的利益對稱。可在宿主與病原體的關係做到這一點，就是把傳輸從橫向轉爲縱向，這將減少其毒性。想想病原體要進入下一代，宿主必須能夠存活。如它是縱向傳播的寄生蟲，這意味著可從父母傳給後代。因此，父母必須存活，生育下一代，病原體才能心想事成。殺害父母不符合病原體的利益。另一方面，橫向傳播的病原體可以實際上有極高毒性；所有主要疾病是橫向傳播的病原體。

想想沃爾巴克氏體，這是一種細胞內共生菌。我提到這細菌把宿主變成雌性，它總是發生在雌性體內。有一些甲殼類動物已經解決了這問題。它們砍掉沃爾巴克氏體的性別決定基因，把這基因植入其中一個染色體；好啦，再沒有衝突，因爲整件事現在是縱向傳播。

它們只是從細菌拿走有問題的因素，放進它們的核基因組，建立甲殼類動物的新性別染色體。它們讓利益對稱。然後兩種基因元素有相同的縱向傳播途徑。

解決衝突的另一方法是抑制減數分裂驅動器，以懲罰犯規者。證據就是減數分裂的公平，抑制已經有頗長的歷史。也可在人類層面把組群中互相競爭成員的生殖成功均質化。一夫一妻制可以做到。或是任何使個體成功取決於組群成功的手段。

提幾個口頭禪幫助大家記住這一點。水漲船高，同舟共濟。基因要提高本身的生殖成功，唯一的方法可能是提高宿主生物的生殖成功，而基因不會關心這實際上是提高了同一基因體其他基因的生殖成功。基因不是互相競爭，事實上是互相合作，因爲彼此同坐一條船；同舟共濟是進入下一代的唯一途徑。

還有這個趣聞軼事，實際上並不知道這是否直接引述。相傳《獨立宣言》於 1776 年 7 月 4 日在費城簽署。富蘭克林向簽署各人說：「各位，我們必須同舟共濟，否則就是分舟共掛了。」這只是幫助記憶，記住這原則；抑制衝突的方法，是產生情況讓每人的成功是取決於合作夥伴。

這一課的教訓：想像生物是多個複製層面的階級，而天擇同時可能在生物的所有層面發生。對帶有減數分裂驅動器的細胞質細胞器來說，這一點尤其重要。

只在少數副本發生的複製單位，其複製和分離受到嚴格控制，例如細胞核和染色體基因這些事物，不容易引起基因體的衝突。但是，如這些單位發生在多個副本，而複製和分離不受嚴格控制，例如細胞質遺傳因素這些事物，它們更容易引起基因體衝突。衝突在有性生殖生物比在無性生殖生物更容易演化和發生。

第十一講：生命史演化

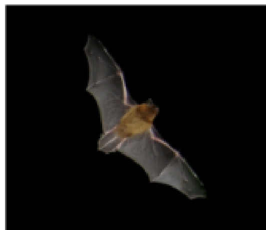
今天要談生命史演化。生命史演化處理一些重大問題，解釋爲何生物有大有小，爲何早熟或遲熟，爲何很少或很多後代，爲何有長壽有短命。

生命史演化，是分析所有適應度因素的演化，所有不同東西結合起來導致終身生育成功，並因而可以想像生物的設計是生態問題的演化答案。根本上這是演化與生態的介面，科學家研究如何解釋表現型的演化，而不是基因演化。這其實是關注生物大規模特點的設計，當然也把問題帶回到我們自身。爲何人類壽命大概是八十年？爲何出生時體重約三公斤等等？我們是配合這些問題的矩陣。



有一些世界紀錄。最大的嬰孩是藍鯨，十二噸。有意思的是它在六個月內長成六十噸。真像吹氣的。藍鯨母親和其他鯨魚母親的乳房肌肉就像抽水機，真的是把乳汁泵送給子女。嬰兒不用吸吮，而是連接到水管。

藍鯨媽媽是什麼樣的情況。她去到溫暖的熱帶海域生下孩子，然後撫育直到孩子獨立；在這期間藍鯨媽媽沒有進食。想像藍鯨媽媽有多大，因爲她的兒子有六十噸。也想像她在回到南極吃午餐之前是如何不爽。





什麼是既定體重最大的東西？不是藍鯨寶寶，而是蝙蝠的孿生嬰兒，它們是哺乳動物體重最大的後代，蝙蝠媽媽實際上是帶著它們飛行。鷸鴕的鳥蛋足有四百克。要是把鷸鴕送進 X 光機拍 X 光片，想像鳥蛋佔了鷸鴕體腔約三分之二。這鳥蛋真大。

終其一生只有最少數的後代，在外間世界是要承受重大風險；實際上這是低於人類，這就是墨西哥蜣蜋（糞金龜），一生只有四至五個後代。想想墨西哥蜣蜋的生命是多麼高危，這是非常特別。後代可能有一些會死去，只有四，五個後裔又如何指望能夠存活？事實上，它得到良好的父母照顧，只有四，五個嬰兒，但活得很好。



生育後代最利害的是蘭花。蘭花通常生產以萬計種子，非常微小，能夠孵化的唯一原因是得助於真菌助產士。蘭花孵化取決於真菌，母親不必把營養物質輸給種子。她於是製造以萬計的小種子。[91]

雙殼貝綱和鱈魚每次生殖也是有數萬計的卵子。以上只是比較一些數字和廣泛看看，比較生物學經常是這樣。看看生命樹，看到不同的事物如何過著各自的生活經歷，就即時發覺問題多多。

看著這些東西，不禁質問：「爲何事物有大有小？爲何嬰兒有多有少？什麼原因造成所有這些多樣性的演化？」



[92]

有最大的鯨魚和最小的海豚。這是鯨魚的輻射演化。可以看到自祖先以來，軀體大小已有相當大的變化。

生命史理論

在思想史中，生命史理論以及進化與行爲生態學的其餘部份的位置在這裡。達爾文向我們表明，帶著適應的天擇和祖先承傳可以解釋很多事物；但直至 1900 年，遺傳學仍然是一個問題。然後有了遺傳學對這問題的回應，這是新達爾文合成學說，認爲達爾文的論說與遺傳學並行不悖。對遺傳學的濃厚興趣本身又引發回應：表現型在演化中的作用就是對新達爾文合成學說的回應。

表現型的回應已持續約四十年，分爲〔自然〕**選擇論** selectionist：表現型的設計是爲了生殖成功，以及**發育論** developmental：表達基因變異有什麼限制。其實表現型是爲了生殖成功被天擇所設計；在本身的生產過程中，它們本身也編輯基因變異。

---

[91] http://www.gointopotorchids.com/images/orchid-cluster2.jpg

[92] http://blogs.nationalgeographic.com/blogs/news/chiefeditor/whale-evolution-char.html

因此，生命史演化解釋了表現型是爲了生殖成功而設計那部份，集中在出生時的大小，生長速度，成熟時的年齡和大小，生殖投資，死亡率和壽命。生命史的演化，部份是關乎我們爲什麼變老和死亡。

二十多年討論之後，可以得出這個簡單的說明：導致生命演化是源於外在和內在因素的相互作用。

外在因素影響**分年齡** age-specific 的死亡率和生殖率，這涉及生態和很多系統發育的影響，但要點是如觀察有那些事物影響生物改變死亡率和生殖，影響年齡和體型大小，就可以解釋生命史的大部份。

但這還是不夠。還有生物的內在因素，與概括爲**性狀 trait** 之間取捨的內在因素之間的相互作用。世上沒有免費午餐。如改變演化過程的一件事，這改變的副產品將是另一性狀的改變。即使因爲改變一個性狀而取得適應度，幾乎不可避免這會導致其他一些性狀的適應度下降，這些勢力互相抵消。

看看內在因素，會發現有系統發育效應，發育效應，遺傳效應，生理效應等等。在演化情況中的取捨，往往在概念上認爲只是能量。如要從發育中抽走熱能，才可以生殖和製造更多的孩子，下一年的生物體型會減少，也不能製造這麼多孩子。這是取捨的標準生理故事，可能在其他許多方面發生。這是生理的故事。

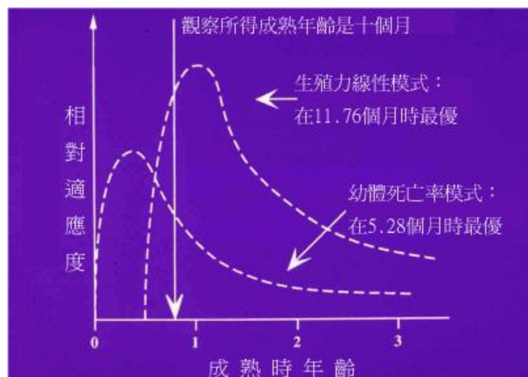
生命史理論給出標準陳述，這一般通用的陳述適用於鳥的窩數，壽命和許多其他東西。只是看看成熟時的年齡和體型。當利益與成本之間的正數差異是最大化，成熟時的年齡和體型才會是最優化。可以設想這差異的最大化只是在穩定的平衡點。這是簡單，理論性的陳述，認爲這物種各個體只有一個成熟年齡和體型大小，這是有點不現實。或許可以利用該分析來預測穩定平衡反應規範。以下是利用有反應規範的想法。

這概念很容易得出總結。無論面對任何問題，成熟時的年齡和體型大小就是適應度有最大的回報。從分析來看，問題是決定組合要引入什麼東西，才能成功預測。要盡可能簡單，因爲這可能變得非常複雜；但要夠現實才會成功。所以這是均衡的作爲。

我會展示如何做到這一點。有四項假設就可以預測成熟時的年齡和體型大小。第一點：如第一次生育時年齡較大，後代有更好的存活率，質量更高。等待的原因之一是爲了有更高質量的後代；等待的另一個原因，是開始生育之前活得較長久，體型就越大，就有更多後代；這對植物和魚類特別重要。

然而，推遲成熟的這些優勢，被較短的**世代時間** generation time 優勢所抵消；要取得較短的世代時間，就要早熟。以例子說明世代時間縮短的好處。把一百美元投資在銀行，銀行支付複利，可能是每天一次，或每年一次。大家都明白道複利的好處。世代時間縮短就是銀行較早支付利息，更快有孫子。

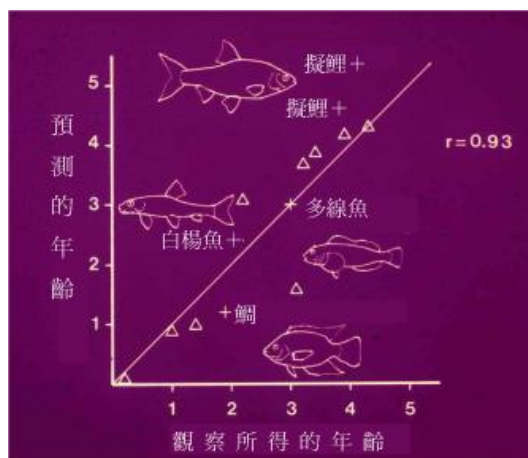
要量化取捨，就要考慮這些元素。延遲成熟，後代更高質量；較早成熟，有更多後代，有較短的世代時間，有更快的回報。若是種群處於演化均衡，這些優勢和劣勢應該平衡。看看是如何可能做得到。



在穩定種群中優化的例子：西方籬笆蜥蜴

這簡單例子是利用西方籬笆蜥蜴的數據，圖中可見這些曲線的升降。可以有一項假設：體型越大，更多子女；因此生育能力與體型呈線性增長，最佳成熟年齡約爲十二個月。如假設推遲成熟，後代的質量更高；根據這模型的假設，可以預測其實它們應該是在六個月時成熟，而觀察所得成熟年齡是十個月。

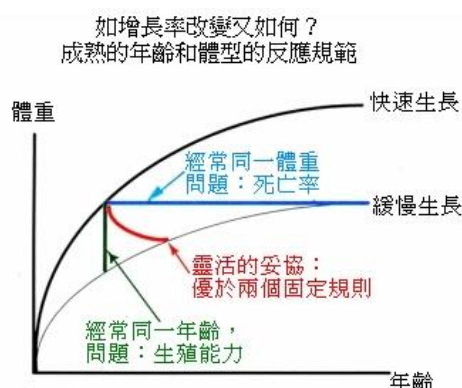
這說明這效應可能是重要，也許可以精確模擬。這數字提醒我們對什麼做成優秀嬰兒蜥蜴所知不多。有趣的是成熟的年齡有相當強烈的高峰；適應度的配置有非常接近一個數值的高峰。這意味著有很強的選擇。



成熟年齡的數量化預測

這圖片背後有一大堆數學的黑盒子。在生活在不同條件的魚類品種中重複以上的觀察：非洲維多利亞湖硬骨魚綱的慈鯛，西雅圖的多棘單線魚，希臘的擬鯉，得出成長率和死亡率，以及一些取捨的估計。這種思維推論預測的成熟年齡與觀察的成熟年齡吻合度有 0.93。

這樣的想法捕捉的東西看來頗爲反映大自然發生的事情。這樣的結果不意味有正確答案。即使理由錯誤，也可以有正確答案，因爲這僅僅是描述性的作法，不是操縱性的實驗研究。稍後看看一項實驗研究。



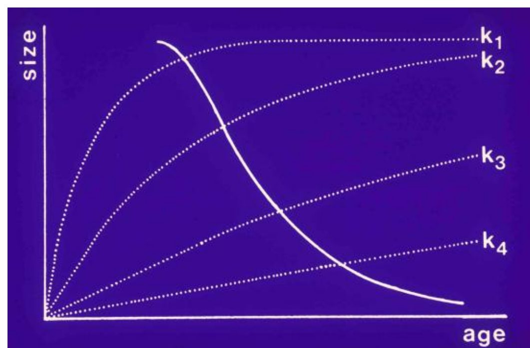
然而，這並不是故事的全部。以下延伸到不同生長速度的情況，介紹成熟時年齡和體型可以有反應規範的概念。有一些令人難以置信的笨蛋策略。

看看各種反應規範。快速生長：營養好，生長迅速，體重增加，體型長得大。生長緩慢：食物有限。

藍色策略：非常簡單，生物成熟時有同等體重。如生物生長迅速，成熟的年齡較早；如生長緩慢，而又堅持這規則，要等待很長時間才會成熟，問題是生物可能在成熟前已死亡。這策略有死亡的代價。

綠色策略：在良好的情況下，如生物總是在相同年齡時成熟，它活得不錯；但在惡劣情況下，它的體型小，因此可能有較少孩子。這戰略的問題是生殖能力；如情況是這樣，就不會有許多嬰兒。僅僅憑直覺可能認爲紅色策略是某種中間的妥協：當食物較少時，成熟時的年齡和體型都有改變。

事實上，這些事情是可以計算出來。

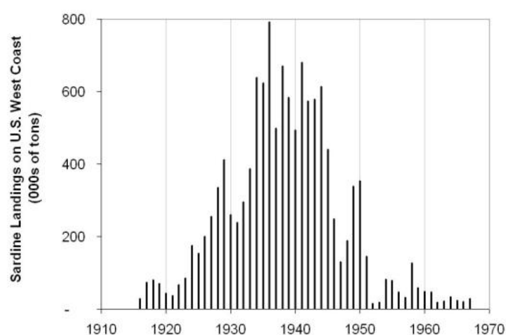


這是成熟時年齡(age)和體型(size)的最優反應。並不全都像這樣。這是常見的一種，但在一些條件下這線條可能彎曲。在非常特殊的情況，有時曲線可能上升。這取決於很多東西。我不想過分複雜。要記住如演化已經平衡，是可以預測有彈性的靈活反應應該是怎樣。圖表的信息說明：如生活得好，應在年輕和大體型時成熟；生活條件不好時，應在大齡和小體型時成熟。

當尼羅河鱸魚引入維多利亞湖時，那裡之前沒有任何尼羅河鱸魚，它們瘋了，在湖的四周大吃特吃；在這個過程中，可能有約二百個單色鯛物種被吃得精光。起初有很多食物，初始種群急劇增加，鱸魚長到約六英尺長。尼羅河鱸魚是大魚。[93]



在 1976 至 1979 年，鱸魚在湖中擴大地盤，吃掉了大部份獵物，沒有那麼多食物，它們生長不如從前，沿著這反應規範下滑，維多利亞湖尼羅河鱸魚現在不再是六英尺長。還有漁民捕魚，還有很多人賣尼羅河鱸魚賺錢，但小得多了。這是可預見的事情。當種群密度改變，這些事情就會發生。



早在 1930 和 1940 年代，加州外海的沙丁魚漁業興盛。斯坦貝克爲此寫了多篇短篇小說。《製罐巷 *Cannery Row*》這本小說記述蒙特雷灣沙丁魚的罐頭工廠。到了 1950 年代，漁業崩潰，不是因爲過度捕撈，而是由於小魚成長的海洋條件改變了。漁業崩潰之前，沙丁魚在較好的條件下誕生和生長，然後競爭對手都走了；沒有其他的來到這裡，因爲小沙丁魚被外海的惡劣條件趕盡殺

[93] http://www.african-angler.co.uk/africa-fishing-images/tim_nile_perch.jpg

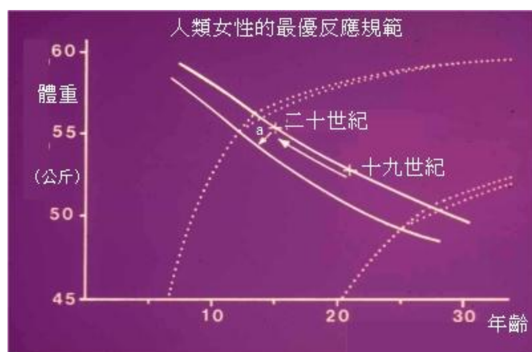
絕。在漁業崩潰前，沙丁魚的魚獲已經不足。之前，漁民捕撈的雌性沙丁魚有一米長。當種群密度改變時，這些事情是可以預見的。圖片是當年美國西岸的沙丁魚漁獲量。[94]



成熟時年齡和體型的最優反應規範

多提一個例子。猛獁象滅絕是否因爲天氣惡劣或過度捕殺？Dan Fisher 是密歇根大學的古生物學家，從 Ann Arbor 外圍的印第安原住民屠宰場搜集許多猛獁象骨骼。原住民慣常在屠宰猛獁象後，冬季時存放在湖中的冰下，不讓其他食肉動物取得；Ann Arbor 附近有不少猛獁象骨骼。觀察猛獁象的骨骼，可以知道猛獁象體型有多大和是否成熟，因爲所有猛獁象成熟時，骨骼出現變化。

若是因爲天氣惡劣，它們生長緩慢；根據反應規範，它們成熟時應該是體型小和年紀較老。若是因爲狩獵，就像加州的沙丁魚，當種群密度下降，個體有更多食物，它們成熟時應該是體型大和較年輕。研究發現他們都還年輕和體型大，所以過度捕殺這假說是成立的，其中一些有箭頭嵌入在肋骨。



這模型是人類女性的最優反應規範，在惡劣條件和良好條件的一些非常理論性的生長曲線。事實上，有數據顯示女性成熟時年齡和體型是如何已經改變。19 世紀的數據是英格蘭北部厭惡性工業工作的婦女，二十世紀數據是北美洲 Hutterite 殖民區的女性。

19 世紀的婦女營養不良。20 世紀的婦女營養良好。她們沿著反應規範向上走，成熟時體型較大和較年輕，大約有四年的差別。婦女有各種生理的計量，總體是一起移動。二十世紀的成熟期提早了大概四年。

短線 a 說明另一重點。如現代醫學能保持少年死亡率在現在的低水平，會進一步改變人類的成熟年齡，就是這樣的轉變。這可能需時五萬至十萬年。這是演化的基因反應；這是對較好營養的即時發育反應；這是對少年死亡率下降的演化遺傳反應。整個反應準則在演化，會有上有下。這包含一套演化中的經驗法則：如營養好，這樣做；如營養不良，就這樣做。這些東西在演化。

成熟後，第二個重要的生命史特點是應該有多少名嬰兒，以及嬰兒的體型應該是多大？成爲有數以萬計細小後代的蘭花，或是只有一個大塊頭嬰兒的鷸鴕？David Lack(1947)首先提出這概念，他或多或少創立有關加拉帕戈斯群島達爾文雀鳥的概念。

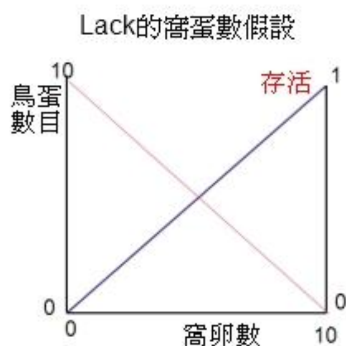
---

[94] http://www.ethicurean.com/wp-content/uploads/2009/12/sardine-landings.jpg

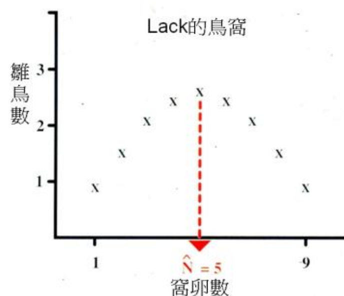
達爾文雀鳥概念，出現在 20 世紀中期。David Lack 前往加拉帕戈斯群島研究鳥類，回來後寫了一本書《達爾文雀鳥 *Darwin's Finches*》；在這之前是沒有所謂達爾文雀鳥。這是達爾文到過這地方一百二十年之後。Lack 後來成爲牛津大學 Edward Gray 研究院院長，如果你有興趣研究鳥類生物學，又不是在耶魯大學與 Rick Prum 共事，那是世上最佳鳥類研究所之一。

David 的概念：如雛鳥的生存機會是隨著**窩卵數** clutch size 增加而減少，那麼中位的鳥蛋數量會生產最多初生兒。背後的概念是這樣的：太多孩子，將沒有足夠食物養活它們。每天只有這麼多的時間。盡力而爲可能養活十名嬰兒，但只有五名就輕鬆得多。

我要指出他的細節有出錯，但抓住了重點，那就是中度生殖投資的適應度往往是最大化，特別是一生中生殖不止一次的生物。不是一次就全做完，而是保留一些；如分散來做，實際上是做得更好。



利用 Lack 的想法建構一個簡單模型：窩卵數越大，意味著鳥蛋數目增加，但存活減少；0-1 線是每枚鳥蛋的存活率。如只生一枚蛋，存活機會高；生十枚蛋就全死掉。



轉換成公式，計算某一數目的鳥蛋會得出多少頭雛鳥，得出這拋物線，意思是窩卵數增加，雛鳥數目是中度最優的拋物線形狀。

$N_{雛鳥}=N_{鳥蛋}(1-cN_{鳥蛋})=N_{鳥蛋}-cN_{鳥蛋}^2$

$dN_{雛鳥} / dN_{鳥蛋}=1-2cN_{鳥蛋}=0=>N_{鳥蛋}=1/2c$

$c=0.1=>?, N_{鳥蛋}=5, N_{雛鳥}=2.5$

執行標準的基本微積分，一階導數 first derivative 設置爲 0，得出方程式這一點是 1/2C；如 C 是 0.1，鳥蛋的最優數目是 5，會得出 2.5 隻雛鳥。當然不會有 2.5 頭，這只是因爲模型是連續，而鳥蛋數目是不連續。



如果是這樣的情況：如鳥蛋數目是最優化，更多或更少的窩卵數的適應度較低。以一隻鳥兒爲例，她有她的主意，但鳥蛋比她的主意多了或是少了，她的適應度應是較低。她自然而然的才是最好的，一旦受到干擾，她的適應度會較低。

荷蘭生態學家對荷蘭的紅隼做了一項相當可觀的研究。紅隼是食雀鷹，有幾年的壽命。荷蘭生態學家長期追蹤，計算它們的孫子數目，足足追蹤了三代。

結果			
	減少	對照組	增加
窩的數目	28	54	20
每窩數目的改變	-1.74	0.00	+2.51
孵化成雛鳥的平均數目	2.60	3.95	5.84
每窩的生殖值	2.52	4.20	5.59
父母存活	0.65	0.59	0.43
剩餘生殖值	9.88	8.89	6.49
總生殖值	12.40	13.09	12.08

研究人員的佈置：二十八窩減少蛋數，二十窩增加蛋數；五十四窩先拿走鳥蛋其後又放回去；另有對照組。看看這個，看起來似乎紅隼應該多生蛋；因爲看看增加的窩卵數，一窩孵出的數目增加 2.5 隻雛鳥：增加窩卵數多出兩隻多雛鳥。窩的生殖值增加，孫兒一代的數目增加。

看起來這些鳥好像是笨蛋，它們應多下蛋。但這只是在那一季發生的事情。

科學家研究這些鳥時，優秀的生理學家 Serge Daan 利用二重標識水做試驗。他想了解紅隼有多努力。紅隼媽媽和爸爸飛回巢箱，爲嬰兒帶來食物；邪惡的荷蘭生態學家躲在巢箱後，拿走嬰兒的食物。嬰兒大哭。嬰兒餓了。媽媽和爸爸更努力工作。邪惡的荷蘭生態學拿走食物。媽媽和爸爸要更加努力。媽媽和爸爸有多努力？當天媽媽和爸爸工作約八小時，北荷蘭夏天的日照約十六小時，它們的生理產量幾乎是基礎代謝率的四倍。這正是 Lance Armstrong 在環法自行車大賽中阿爾卑斯山脈中段付出的體力。

荷蘭的生態學家迫使這些紅隼盡最大努力，好像頂級的人類運動員；紅隼努力八小時後放棄，因爲不想力竭死去。然後荷蘭生態學家爲嬰兒放下食物。這樣你不會爲此做惡夢了。

這引入了父母存活。如窩卵數目加大，父母在下一冬季的死亡率較高，因爲它們要更努力。把這一切加起來，因爲有這種效果，計算紅隼在餘下歲月的剩餘生殖值，在餘生有最多孫子的是較少雛鳥的祖父母，對照組在中，較多雛鳥的祖父母的剩餘生殖值是驚人的低。如果在明年之前死去，明年就不會有子女。

看看它們的總生殖值=今年生殖值+剩餘生殖值；對照組最高；如窩卵數加大，就會少一名孫兒；如窩卵數減少，只減少半個孫兒。有趣信息是這些荷蘭紅隼知道什麼最適合它們。他們定下了適中的鳥蛋數目。那就是對照組。

這麼一回事的要點：窩卵數是與重要的適應度組成部份互有取捨，但這不是雛鳥的存活，而是父母的存活。其他物種有所不同，但在這種情況下，紅隼不多下蛋的原因是它們本身更容易死去，

不是它們的後代更容易死亡。在中等窩卵數，這些紅隼都在優化其生殖投資。它們可以多下蛋，但它們沒有。它們知道應該下多少蛋。這只是窩卵數的分析例子。有很多文獻，有很多實驗。

壽命

現在討論壽命，討論從出生到生殖到死亡的主要生命史特質。詩人艾略特在〈鬥爭的片斷〉說：「出生，交媾和死亡。要談到事實本質，這就是全部事實：出生，交媾和死亡。我已出生了一次，一次已經夠了。」[95]我以爲他是在 1930 年代寫下的。我不知道艾略特是行爲生態學家，顯然他是。

根據這種分析，生殖期是一種均衡：一方面是天擇會增加一生的生育事件數目（活得更長壽，可以多生育），另一方面是一些後果會增加隨著年齡而死亡的內在因素。正是這種想法認爲有老化或衰老的演化；作爲某些東西的副產品，因而身體在崩潰的演化；這是生命史理論這部份的重要特點。

因此，第一種天擇壓力是延長壽命，以使有更多生育機會；但如果有一些副產品導致內在死亡率增加，這會縮短壽命。因此，均衡是涉及這些東西。內在死亡率的任何增加，或生殖率隨著年齡降低，被稱爲老化或衰老。現在談論的是人們爲何年紀大了身體不濟，爲何生物會老化和死亡。

先介紹天擇在不同年齡如何運作。天擇的影響與年齡有關。延長生命的任何天擇壓力，會減少對後代適應度的相對貢獻，但提高成體適應度的相對貢獻。

因此，如成體存活到中位年齡，而該物種的少年死亡率是相當高，那麼成體是頗爲珍貴的相對不可能事件；如在這環境能夠生兒育女，子女存活長大到有這樣體型和年齡的機會相對較低。因此投資於保存成體有一定的適應度優勢，因爲不大可能有另一位可以達到這狀態。

要做到這一點，要有較低的成體死亡率和較高的少年死亡率。如成體生活是相對較好，而青少年和嬰兒非常危險，就會有較長壽命的演化。

與此相反，如成體死亡率增加，生物就會演化爲更加迅速老化，因爲確實沒有太大意義去維持無論是什麼原因終會死去的軀體。爲何要從生殖中拿走一些〔能力〕，改而投資在例如抗病性或逃避天敵，而生物是不能避免這些？當然是要更多的孩子了。

[95]"Birth, and copulation, and death. That's all the facts when you come to brass tacks: Birth, and copulation, and death. I've been born, and once is enough."---*Fragment of an Agon*

隨著年齡增長，天擇的壓力減少								
$1+a+a^2+a^3\ldots=\frac{1}{1-a}\ (\lvert a\rvert<1)$ $10\cdot(1+0.8+0.64\ldots)=10\cdot\left(\frac{1}{0.2}\right)=50$								
壽命（日數）	1	2	3		19	20	21	
存活機率	1	0.80	0.64		0.018	0.014	0.012	
這基因型平均有 50 個後代。								

利用這圖案模式說明背後的一些數學。爲何有衰老的演化？利用果蠅作爲模型的生物。不是以卵子作爲開始，而是當它從蛹孵化爲成體。暫且這模型完全沒有內在死亡率。不會老化，情況就是這樣。死亡風險爲每天 20%，每一天果蠅產卵十個。第一天有十個卵子。第二天存活的果蠅有 80%，各自產卵十個。第三天有 64%存活（0.8x0.8），十個卵子，如此類推。這東西是不會死的。如果可以存活，就會一直產卵，而存活機率不隨著年齡改變，每次都是 80%。爲了給出簡單結果。這些數字有改動。這一案例有五十個後代。

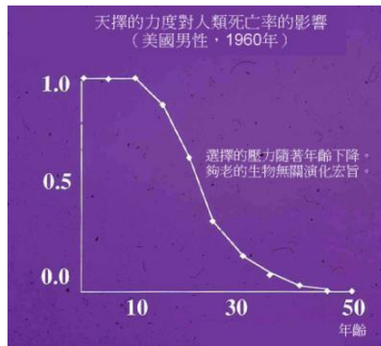
老年時死去不影響適應度								
壽命（日數）	1	2	3		19	20	21	
存活機率	1	0.80	0.64		0.018	0.014		
這基因型平均有 49.3 個後代。								

如全部果蠅在第十九和二十日之間死去，情況是怎樣？這一個有 49.3 個後代。這就是在年老時去世的分別。這是沒有衰老的案例。

老年時死去不影響適應度								
壽命（日數）	1	2	3		19	20	21	
存活機率	1	0.80	0.64		0.018	0.014		
這基因型平均有 50.3 個後代。								

生命史的取捨

多談一些生命史的取捨，實在是很小的取捨。這基因型可以下蛋十一枚，不是十枚，但在第十九和第二十天之間死去，留下 50.3 個後代。它的適應度優勢是 0.6%。如把這基因型引入長生不死的種群，它將發揮作用，不再有任何不死的果蠅。有些果蠅會演化出較短壽命，因爲在生命早期有生殖優勢，又無需大費周章。



考慮我們本身的死亡率，我希望你明白果蠅的例子其實不是無關重要，其實有重要信息。利用美國人口普查數據實際計算，這是天擇影響 1960 年美國男性的存活。這是有關進一步存活適應度的偏導數。非常有趣的圖片。

這指出一旦成爲少年，就有機會在這人類種群中存活，適應度開始下降，因爲一旦有了孩子，就有機會有孫子。這指出從有孫子繼後的觀點來看，演化在你四十六歲後不再重視你。我祝賀各位年青人。我和大家外貌不同，是有原因的。

以這樣的觀點來看老齡化，就是說老齡化是爲生殖性能而選擇的副產品，原因是積累了很多基因，對在生命早期的適合元素有正面或中性影響，對晚年的適合元素有負面影響。正面效應被稱爲**拮抗性多效假說** antagonistic pleiotropy hypothesis。意思是基因有兩種效用：初期是正面，後期是負面。就像是在生命的第一天給予果蠅多一個孩子，但在生命的第十九天讓孩子死去。早期是中立和後期是負面的效應被稱爲**突變積累假說** mutation accumulation hypothesis。

有頗長時間這兩樣的假說成爲研究老齡化的知識基礎，但不是很有效。研究了很多案例，指出大多是早期有正面效應，晚期有負面效應；不是早期有中性效應，晚期有負面效應。但有時是很難區分。

要記住的重點：生物老齡化，實際上是最好證據說明演化的目的是複製基因，不是生物存活。這是強有力的實證性證據，說明以基因爲中心的演化觀念其實在實證上是正確的。

有五六個這樣的實驗。我的實驗有兩套：成體死亡率的高低。依據到目前爲止的邏輯，已經知道如套用成體高死亡率，那麼生物應迅速老化；如套用成體低死亡率，它們應逐漸老化。如果環境風險高，何苦投資於存活，因爲別人會殺了你。在這實驗，一位瑞士實驗室技術員是兇手，但可以想像可能是獅子或類似的天敵。

結果是五年之後，大約是七十至一百一十代，這些果蠅是一如所料的老齡演化。較高的外在死亡率產生了較短的內在壽命，短壽大概是五天。果蠅壽命的一天大概相等於人類的一年。希望大家有些感覺，對這意思有直觀的感受。意思就是如在希臘發動木馬屠城戰爭開始時運用這天擇的力量，到如今人類種群會便產生約〔果蠅〕五年的反應。這是置諸人類的時間尺度。

總結今天的講座，生命史的所有主要特質：成熟時的年齡和體型大小；後代的數目和大小；壽命；生殖投資；全都涉及取捨，導致這些特質是處於演化均衡的中間值，而不是極端值。它們全都是因爲取捨而有穩定的演化。成熟時的年齡和體形大小，終生和每次出生的子女數目，壽命和老齡化全是演化而來。

稍爲離題，與黑猩猩和倭黑猩猩相比，我們改變了多少？人類壽命較長，大約是二十年。自從我們與黑猩猩和倭黑猩猩有共同祖先以來，似乎有改變的獨特人類生命史性狀是更年期；動物園黑猩猩有同樣的事情，但很罕見，在野外幾乎從來沒有觀測到。最引人注目的一點是我們生孩子比它們可以快兩倍。

在新石器時代或狩獵採集社會，人類在兩次生育之間的平均距離時間是兩年，黑猩猩是五至六年，儘管事實上人類的嬰兒是更無助，出生時更需要父母照顧。人類的生育總算超出黑猩猩一倍，看來是通過社會互動來做到。

家人幫忙照顧孩子。有時是伴侶幫忙照顧孩子。祖母幫忙照顧孩子。有很多幫手。人類在過去五至六百萬年大大縮短了生育間隔，原因是我們有更好的綜合家庭生活。

所有這些性狀的演化，一般可以理解爲決定死亡率的外在生態條件，與造成取捨的生物內部條件之間的相互作用。如要尋找一般性的解釋結構，這就是環境造成問題，要解決問題，不得不作出妥協，而我們知道通常是什麼妥協，我們現在知道如要在環境中尋找，就應該尋找這些因素。

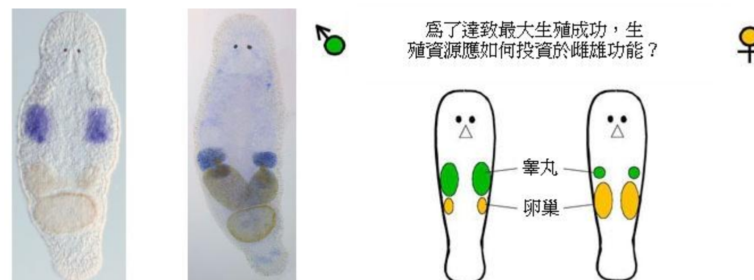
下一次把這框架擴展到生命史演化的特定部分：性別分配，以及投資是如何在男性和女性功能之間的分配，以及什麼時候轉換性別才有好處；出生時是這個性別，後來變成另一性別。

第十二講：性別分配

今天談論**性別分配理論** sex allocation theory，首先提醒各位這是演化生物學課程的微進化中段，把表現型爲了生殖成功而設計的想法付諸應用。

課程這部分以性演化開始，然後看看有性生殖，性演化打開了基因組在演化過程中起衝突的各種可能性，看到的形象是生物不一定被優化或只是適應。生物可視爲複合體，而複合體的部件可能相互衝突。

在生命史的演化中，我們的觀念或多或少回到生物在某種意義上是不斷優化，這清楚見之於紅隼的親職投資和對窩卵數的投資，以及諸如成熟時年齡和體型的最優反應規範等東西。談到性別分配，就是重新研究如何優化生命史。但現在的問題是應投資多少於雄性功能，應投資多少於雌性功能？這方面有其他解釋。



渦蟲 Macrostomum lignano 兩個候選基因的原位雜交表達模式：具體表現爲（左）睾丸或（右）卵巢。[96]

爲了達致最大生殖成功，生殖資源應如何投資於雌雄功能？

我們討論的其中一些模式，或多或少可視爲最優化論點的結果，認爲在系統局限之下，這是可以做得到的最好方式，但在其他方面可能有根本的利害衝突，沒有誰勝出，而各方只是盡力做好一件差勁的工作。當進入性別分配的頻率相關部份，各位會留意到。

因此，性別分配理論是演化生態學已經非常成功的部分，預測雌雄後代的生殖任務分配，有很多成功的預測。

生物學這部份的核心有一個定理，稱爲 Shaw-Mohler 定理，其構成方法是非常概括，把許多以前不相關的現象結合起來。因此，成功的預測和在一個釋義框架中總合很多以前被視爲沒有關連的事物，是任何優秀科學理論的特點。畢竟，這就是周期表在化學的作用，牛頓和他的運動定律也是如此。這是演化理論的成功例子。

進入這領域，需要建立一些詞彙，方便理解文獻。植物學家稱爲**雌雄異株** dioecious，動物學家稱爲**雌雄異體** gonochoristic。大多數開花植物的默認情況是**雌雄同株** hermaphrodite，同一花朵

[96] http://evolution.unibas.ch/scharer/research/group_members/kiyono_sekii.html

有雌雄部份。但也有一些明顯的例外。木瓜和冬青分開雌雄植物等等。這些是雌雄異株植物。大多數動物的默認情況是雌雄分開。因此，在大多數開花植物和大多數較高級動物的默認情況是雌雄分開。

階段型雌雄同體可以是雄性或雌性先熟。**雄性先熟型** protandric，出生時是雄性，後來變成雌性；**雌性先熟型** protogynous，出生時是雌性，後來變成雄性。西方神話中，唯一人類有同樣的情況是希臘智者 Tiresias，他是特洛伊戰爭年代的先知，據說他的一生既是男又是女，是神改變了他，不是他的荷爾蒙；他能夠報告是什麼感覺。大家可能想回去查看。

爲了性別分配理論的目的，**雌性功能** female function 有不同定義：可以是後代的雌性比例，這可能或多或少。可以是投資在雌性或雄性後代；雖然雌雄數目相等，但決定是多投資於某一性別的後代。無論是階段型或同時期雌雄同體，生殖成功部份是在雌性階段佔生物壽命的部份。因此，雌性功能可以是與時間，投資和數量有關；雄性功能也是如此定義。

性別分配有一些非常基本的問題。其一是性別比例均衡。在兩性分開的種群中，情況是怎樣？另一個問題：如種群是階段型雌雄同體，生物出生時應該是那一性別，應何時變性？同時期雌雄同體又如何分配雄性和雌性功能？今天不會深入談論，只想和各位談到一些自然史。

 [97]  [98]  [99]

有一種可愛的加勒比魚稱爲 Hamlet（以上圖片），是同時雌雄同體，在同一時間製造卵子和精子；它們每天交配。當他們聚在一起交配時，問題是這一次誰是男生，誰是女生？卵子又大又成本高昂，精子小而便宜，誰都不想受騙：對方想做女生，但只製造精子。它們已經有交配的模式：要交配就或多或少堅持要互換角色，大概是十回合，大家就平手了。在這二十分鐘的過程中，它們轉換雌雄角色，各自放出大致相同數量的卵子和精子。同時期雌雄同體如何解決問題，這是範例個案。

還有一個有趣的問題：對不同性別的後代投入不同投資，在什麼時候應取決於社會地位？Trivers-Willard 假說指出社會地位或生理狀態真的會頗多影響性別分配。

因此，所有這些實際上是一個問題的各方面，問題的產生是因爲這關鍵事實：每個雙倍體通過有性生殖生產的受精卵，其染色體各半來自父母，而同時期雌雄同體或階段型雌雄同體也是如此，

[97] http://blogs.monografias.com/sistema-limbico-neurociencias/files/2010/04/hamlet1.jpg
[98] http://www.getahugetank.com/black-hamlet-pi-2231.html
[99] http://www.practicalfishkeeping.co.uk/custom/images/large/4bd06461a5604.jpg

這就是雙倍體有性生殖的意思。這意味著個體通過雄性功能得到的適應度，必須與其他個體通過雄性功能得到的適應度互相比較；通過雌性功能得到的適應度也是如此。換言之，雄性和雌性功能都是達致適應度的途徑。

性別比例

在演化生物學中，有一些情況較爲適合利用「往後回看手法」來啓發直覺以理解爲何這是正確。譬如人的基因各有一半來自母親和父親；向後回看祖父母，曾祖父母，高祖父母等等的基因。沿著分支樹往後看，每一代的基因一半來自雌性，一半來自雄性；然後展望未來，基因平均有一半來自雄性，另一半來自雌性。

這基本上意味著「雄性和雌性功能都是達致適應度的途徑」這句話，可見證於打開整個家譜樹，只是數算男女祖先基因發生的次數，會發現這是 50；50。



利用這 50:50 性別比例的默認條件來開始以下的分析。Ronald Fisher 證明孟德爾定律與天擇是一致。他還發明了數量遺傳學和統計學的方差分析。他是自閉症怪胎和討厭的父親；他女兒的動人傳記記述和他共處的生活。這位全職，全天候工作的生物學家在家裡飼養各種植物和動物，不斷繁殖；他不是可稱之爲富同情心，富感情的人。

他幾乎全盲，但能用幾何方式把問題形象化。他的數學很厲害，但 Fisher 基本上用幾何學解答的東西，大多數人是用代數解答。因此，他的理論著作有時艱深難明。但他這一想法非常簡單：無論年齡和體型，雌雄兩性同樣勝任生殖雌雄兩性的後代，因此各人幾乎是公平競爭。在完全混合的大種群中交配是隨機的，性別比例應逐步演化成雌雄後代各半。根本的真正原因是罕見的性別具有優勢。性別比例會調整，直至不會有類型比其他罕見，而這可能是生物學中最基本的頻率依賴均衡。

這爲何是正確？想像有某一突變，在本來只是生殖雌性後代的種群改變爲只生殖雄性後代。這種群便只有雄性，而下一代的所有後代將攜突變的基因，這會增加頻率。

也可以從另一方向看看是如何發揮作用：如分析這樣的突變入侵，試問如種群只有一個個體生殖雌性後代，而其他個體全是雄性或只生殖雄性，事情會是如何？所有的後代全是源自唯一與別不同的個體。這是從另一方向來增加。所以，想像種群正被這些不同方案入侵，終會匯集在中間，只有 50；50 才是均衡。

這也許可以解釋爲什麼性染色體會演化。**性染色體** sex chromosomes，X 和 Y 染色體；這保證 50；50。但在「性染色體」之前有性別，並有演化的動力；這就是爲什麼含「性染色體」的生物會演化。

還有許多其他方式確定性別。不必有「性染色體」。鱷魚和烏龜利用溫度。有時寄生蟲確定性別；Wolbachia 胞內共生菌就是這樣。有時，性別是由許多基因的量化過程決定，而不是「性染色體」。

這過程我們認爲幾乎是直覺的，因爲人類有「性染色體」，這正是人類種群的所作所爲，其實這是特殊情況。但似乎這可能是從這樣的情況發展出來：相當大的種群，人人機會均等。如違反了這些假設，最優的性別比例就會起變化，Shaw-Mohler 定理預測當這些假設不成立時會發生什麼情況。因此，讓我們來看看。

如突變通過一個性別可提高適應度，是多於通過另一性別降低適應度，突變就會入侵種群。如這稱之爲不平等，那麼雄性功能的改變除以平均雄性功能，與雌性功能的改變除以平均的雌性功能，兩者相加之和必須大於 0。在演化過程某一個出發點，雌雄功能平均，而突變出現，改變了雄性和雌性的功能。

這改變至關重要。這是否足夠改變其中一個性別，足以補償另一性別？因此，如通過某一性別提高適應度的百份比，是大於通過另一性別而降低的百分比，這突變就會入侵，而且會繼續直到達致新均衡。這或多或少就是入侵的標準。看看三宗非常有效，頗爲戲劇性的案例。一例是區域交配競爭，其次是階段型雌雄同體，第三例是性別分配的社會地位。

以前已經提過區域交配競爭。第二種可以做出這些事的物種是蟎。

如所有後代源於兄弟姐妹之間的交配，會有什麼的性別比例？可以有一個兒子和無數女兒。如起點是 50；50 的性別比例，如這生物的繁殖力（一般是蟎，有時是黃蜂）可能是二十個後代，那麼種群中的蟎平均生下十個兒子和十個女兒。

但是，如所有兒子只授精予這些女兒，那麼有十一個女兒和九個兒子將有更多孫子；十二個女兒和八個兒子將會有更多孫子，如此類推，直至一個兒子授精全部十九個女兒，這十九個女兒孕育的孫子是十個女兒的兩倍。這樣的性別分配一路下來都優勝，直至到只有一個兒子。



Acarophenax 寄生蟎正是這樣，是**單倍-雙倍體** haplo-diploid：單倍-雙倍體意思是雄性是單倍體，而雌性是雙倍體；在母親體內亂倫受精。一個兒子授精所有女兒，完成後兒子死去，眾女兒在體內吃掉母親。與此相比，希臘悲劇中 Atreus 皇族的詛咒只是小事。[100]

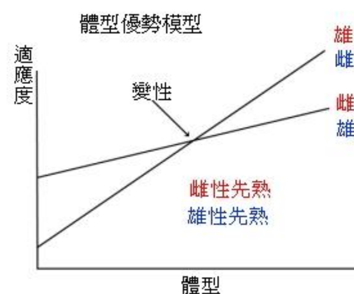


這是蒲蟎 *Pyemotes*，各位在八月除草時小腿被咬，可能就是這傢伙。它孕育的下一代女兒佔 98%。Shaw-Mohler 定理完全適用於這案例。突變入侵這種群，通過增加雌性功能而增加孫子的數目，並且沒有失去任何雄性功

[100] http://tecnoculto.com/wp-content/uploads/acarophenax_tribolii.jpg

能，因爲一個兒子已經能夠讓所有女兒受精。

看看階段型雌雄同體，這可以是年齡或體型有優勢的模型，體型有優勢的模型可能是更直觀的方式來思考這問題，就用這模型來回答問題：階段型雌雄同體出生時應該是什麼性別，然後到了什麼年齡和體型應該變性？



階段型雌雄同體出生時應爲那一性別？

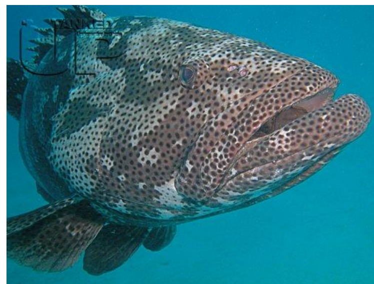
在什麼年齡和體型應變性？

體型優勢模型基本上勾勒出體型的適應線是依著體型而增加，但增加率不同；基本論據是出生時的性別應該是在年幼時有較高適應度，然後在兩條線相交時變性。

留意雌性先熟和雄性先熟的上下分配。如幼體時作爲雄性的適應度較高，應出生爲雄性，然後變成雌性；如因生物條件限制，體型大時適應度較高，應出生爲雌性，然後變成雄性。

這種現象的原因既是生理，也是群落性。默認條件實際上是如果沒有任何**社階優勢互動** social dominance interactions，體型小的當雄性也不錯，因爲小雄性也依然可以生產很多精子。但如果沒有社階優勢，改變爲大體型雌性有優勢，因爲大體型雌性可以有很多卵子。


[101]


[102]

這種分析很多是利用魚類做研究，許多魚類清楚表達默認情況。如沒有複雜的社會互動，如無需在優勢等級中爭鬥，小型雄性的交配頗爲不錯。大型雌性可以有龐大數量的卵子。大型雌性鱈魚有六英尺長，可生產六百萬卵子，但只有少許幼魚孵出。大型石斑魚可以生產數千卵子。



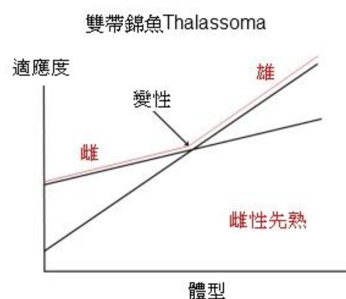
看看雌性先熟的例子；較爲分析透徹的案例是雙帶錦魚。錦魚和鸚鵡魚家族都是階段型雌雄同體，都是雌性先熟：出生時是雌性，改變爲雄性；而斑類或鱸魚家族，鮨科是雄性先熟，出生時是雄性，改變爲雌性。所以，看到笨笨石斑魚，這會是雌魚；大大的鸚鵡魚會是雄魚。

---

[101] 圖片和改寫內容：http://zumaworld.blogspot.com/2010/09/zuma-fact-15-cod-fish-broods.html

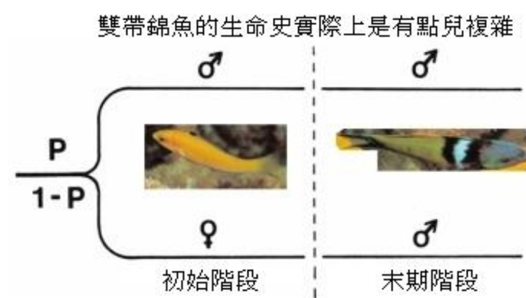
[102] 圖片和改寫內容：http://www.tankedup-imaging.com/images/grouper3.jpg

稍後會見到其中一些在變性時看上去是截然不同。要花很長時間才可以搞清楚有些魚家族實際上只是同一物種的兩個不同性別，而不是兩個不同的物種。有一些的形態，顏色和行爲的改變確實是相當顯著。



雙帶錦魚出生時是雌性，後來變性成爲雄性。人們第一次做實驗時，把主導地位的雄性從珊瑚礁中拿走，主導地位的雌性基本上在二十四小時內開始雄性的表現；大約六星期，她改變了顏色，改變了她的生理性腺，變成雄性，發揮功能和生產精子，成功作爲雄性完成交配。改變需要一些時間，不會在一夜之間發生。

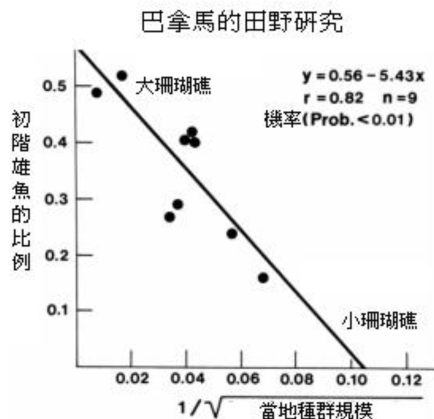
實際上這是有點兒複雜，因爲有兩種選擇。實際上，這種魚可以在出生時是雌性，然後變成雄性；或是出生時初始階段是雄性，成體時成爲主導地位的雄性。初始階段雄性是模仿雌性，它們授精是悄悄避開主導雄魚。



性是這樣在這物種發揮作用：它們生活在小块的珊瑚礁，有時是較大的珊瑚礁，珊瑚礁的規模對它們的生活方式產生很大差別。如它們做得對，產卵時海洋水流會把受精卵帶離珊瑚礁。若是受精卵落在珊瑚礁，珊瑚礁是一大堆張開的嘴巴。珊瑚頂部是一大堆水螅，等待著攫取任何落下來的東西。所以錦魚繁殖，要選好時機不讓浮游生物很容易看到它們的卵子，讓水流把卵子帶離珊瑚礁。

它們是這樣做的：它們離開珊瑚礁，向上游泳來到接近水面的水柱，一條主導雄魚帶領著一群雌魚，雄魚一番舞蹈後釋放精子，雌魚釋放卵子。如果有機可乘，初階雄魚悄悄潛入，因爲他看來像雌魚，不會被主導雄魚追打，初階雄魚釋放精子，爭取授精的機會。有趣的問題是初階雄魚應有多少？初始雌魚應有多少？

這就要提到生態和行爲。那些笨拙，有優勢的末期雄魚，能夠管治的後宮只是小块的珊瑚礁，面積大概幾立方米。若是生活的面積較大，雌魚遊蕩覓食，初階雄魚就有機可乘，抓住交配的機會。雌魚數目可能增加至某程度致使主導雄魚不能控制所有初階雄魚。在小規模珊瑚礁，主導雄魚幹得不錯。珊瑚礁越大，初階雄魚做得更好。



這是來自巴拿馬的田野數據，說明初階雄魚佔雄魚的比例。上文預期它們在大面積珊瑚礁的表現更好，預期主導雄魚在小面積珊瑚礁的表現更好。這軸線是當地種群規模的 1/平方根，因此，實際上種群是沿著這條軸線越

數據頗爲雜亂，這裡的轉變事實上較爲把數據壓縮在一起，珊瑚礁的大小是有重大影響。在小珊瑚礁，大多是末期雄魚。珊瑚礁越大，種群數目越多，就越多初階雄魚。

它們如何知道自己應是初階雄魚或初階雌魚？記得這些傢伙〔出生時〕離開珊瑚礁，以浮游生物維生，然後回到珊瑚礁。它們只是很小的小魚，下降到珊瑚礁。小魚只有一厘米長，不知道生活所在的珊瑚礁有多大。小魚可以利用什麼線索來決定身處什麼樣的珊瑚礁？是否利用遺傳線索或發育線索？

真的不能相信這種開關純粹是遺傳，因爲如純粹是遺傳，小魚是與父母同種，但小魚最終可能生活在不適合這種生活方式的環境，因爲小魚散佈在數百公里，以浮游生物維生，然後下降到不同大小的珊瑚礁。

因此，有一些證據表明幼魚是以密度爲基礎來選擇它們的性別。如小魚是隔離飼養，幾乎全都發育成爲雌魚。所以，這就像珊瑚礁的首次事件，默認情況是雌魚，無論出身的珊瑚礁是有多少主導雄魚。因此，這似乎不是遺傳條件。

但是，如果以三條魚爲一組來飼養，有一條通常發育成爲主導雄魚。因此，隨著種群規模的線索開始積累，其中一些成爲主導雄魚，不是主導雌魚。

因此，這似乎是對環境敏感的發展戰略，其演化可能是針對主導雄魚生殖成功的變異和種群的不同規模。這是相當嚴格的邏輯條件，「往後望」手法再一次證明是重要的。

如基因一直經歷同樣大小的珊瑚礁，每珊瑚礁的社會條件類似，就絕不會有這樣的演化。要演化出這樣的發育開關，年輕錦魚必然要遇上定期交替的社會條件；如這在過去相當長一段時間已然如此，那些已經能夠適當調整的錦魚會有更多的子孫；似乎就是這樣的一回事。



雄性先熟的案例又如何？這個案顯示默認條件不是十分複雜的社會生活。大西洋舟螺 Crepidula fornicata 是這貝殼類動物是一種軟體動物，生活在康涅狄格州的海岸線。沿 Madison

去到 Hammonasset 國家公園，海灘是由大西洋舟螺的貝殼構成。

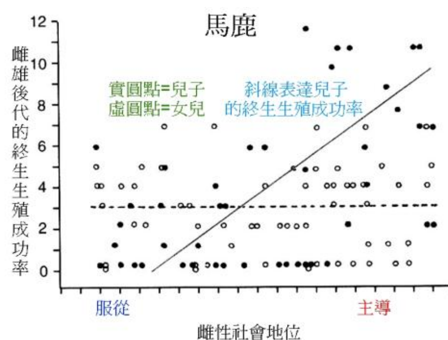
這些傢伙出生時是雄性，成長後改變成爲雌性，中間經歷的階段是雌雄皆是。事實上，它有向下延伸的陰莖，所以雄體向中間部份的雌雄同體授精，而中間部份的雌雄同體向底部的雌體授精。因此，舟螺形成連環扣，是它的生活史的標準部份。這些東西就是這樣生活，

Shaw-Mohler 定理解答相當多有關階段型雌雄同體的主要問題：出生時應爲那一性別，在什麼年齡和體型應變性？順帶一提，階段型雌雄同體帶來一些難題。稍後會看到有許多哺乳動物有很多理由是階段型雌雄同體，但顯然沒有足夠靈活的生殖系統方便這樣的演化。

Trivers-Willard 假設。Bob Trivers 連同 Willard 想出了主意：在一夫多妻制的物種，低級別或是狀況不佳的雌性應偏向多生女胎，因爲女兒可以隨時有後代。這種情況下，雌性是具限制能力的性別。在一夫多妻制的物種中，無需成爲高度競爭的雌性也得到受精。總會有一些雄性讓雌性懷孕。

另一方面，高級別或生理條件良好的雌性應偏向多生男胎。原因兒子要有主導地位才會有後代。所以，除非相當肯定兒子成長後能真正贏得競賽，否則不會投資於雄性後代。先看看馬鹿和黑猩猩的例子，最後會提到德國農夫。

Tim Clutton-Brock, Loeske Kruuk, Josephine Pemberton, Fiona Guinness 和其他人等在蘇格蘭 Rhum 島研究馬鹿已經三十年，追蹤許多馬鹿的一生，記錄它們的社會地位和生殖成功率以及行爲生態學的許多方面。追蹤生物個體的一生有很多學習的教訓，因爲看到它們一生中的變化說明不少影響它們的選擇壓力。



他們觀察所得是：社會地位對女兒一生的生殖成功沒有多大影響，但社會地位影響兒子一生的生殖成功。

社會地位高的雌性馬鹿生男確實比生女多，出生時的性別比例有扭曲。所以，問題是雌鹿如何做得到？如它們能夠檢測精子是帶有 X 或 Y〔染色體〕，它們可以藉此選擇精子。如母親與子代之間的衝突已經解決又有利於母親，它們可利用選擇性流產。

想一想。胚胎的性別對這位特殊的馬鹿母親來說剛好是錯誤的。如胚胎是錯誤類型，母親打算通過流產來擺脫胚胎。胚胎就會隱瞞本身的性別，表面蛋白不會表達是雄性或雌性。因此這是一個謎。選擇性流產是如何演化的？即使只是偵察孩子的性別，親子之間已經有衝突。我們不知道答案。

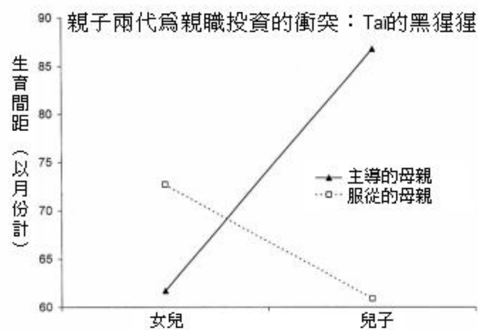


南美洲嚙齒動物海狸做到這一點。若是雌性海狸屬於較低社會階級或是生理狀況不良，她應該多生女兒，但她恰巧懷上一窩兒子，她就中止整件事情，再次嘗試。她就是這樣。[103]

在塞舌爾群島 Seychelles 實地考察是多棒的一回事啊。可愛的塞舌爾鶯鳥生活在群島，它們可以控制每枚鳥蛋的性別。爲了有正確的性別，當雛鳥成長時，鳥巢有幫工。整個鶯鳥家庭幫忙養活下一代，母親要做的是爲她的生態條件產下適當的鳥蛋。多產下女兒，有時有好處，有時沒有好處，所以她們控制性別。不知道她們如何做到這一點。

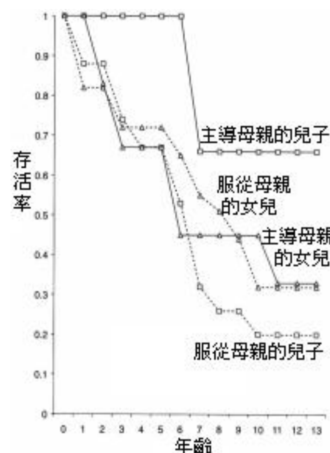


馬鹿、海狸和塞舌爾鶯鳥肯定有性別分配，而出生時的性別比例是因應社會或生態環境而改變，改變似乎是頗爲適當。黑猩猩又如何。黑猩猩和我們一樣，有 50:50 的出生性別比例；如沒有選擇性流產，沒有有效的精子選擇，很難避免 50:50 的出生性別比例。性染色體做到這一點。



在嬰兒出生後依然可以有選擇。左邊是以月計的生育間距，實線是主導的母親，虛線是服從（次主導）的母親。

如主導母親生下女兒，女兒斷奶時大約是五歲；如生下兒子，她要多照顧兩年。這是高投資，照顧兒子越來越昂貴；她損失可以投入另一孩子的時間。但由於她是主導，又有了兒子，論點是如她投資在這個兒子，真正讓他成爲主導雄性，她會得到更多孫子。這是非常重要的結果。另一方面，服從母親傾向多照顧女兒，照顧兒子的時間較短，較早脫離兒子。



看看另些數據。主導母親的兒子到七歲才斷奶，斷奶後 30%會死亡，餘下的有非常好的生存率，事實上比其他類別活得更好。圖的上端可見他們到了十三歲時是最優秀的倖存者。

服從母親的兒子甚至在斷奶前已被忽視，到五歲斷奶。斷奶前的情況已經很糟糕；斷奶後活到十三歲的機率只有 20%，而主導母親的兒子則有近 70%。可以看到女兒有類似的效果。這是非常戲劇性的模式。

103 http://www.fundaciontelevisa.org/televisaverde/images/planeta/nutria.gif

服從母親養育兒子是非常昂貴的事情，即使母親忽略他和盡早擺脫。那麼，爲何黑猩猩沒有演化出在精子或受精卵階段有對應社會地位的篩選機制？我們不知道答案。若是它們做得到，將會是非常適應。

談一談德國農夫。德國的 Klaus Voland 分析了從十七、十八至整個十九世紀，德國西北農業社區的人口數據集。這段時間有多次經濟周期。景氣好時，兒子可繼承農場；時勢不好，兒子沒有什麼可以繼承，或是只有一個兒子可以繼承農場，但經濟不景氣時女兒仍能結婚。

Voland 表明的是兒子或女兒到成熟時存活的機率取決於經濟周期，幾乎與剛才見到的黑猩猩情況相同。換句話說，在兒子可以繼承的情況，德國農夫對兒子投資更多；在女兒可以嫁給有錢人家的情況，他們對女兒投資更多，而投資的程度實際上反映在兒童死亡率。因此，這必然與父母忽視有關。

這情況看來是 Trivers-Willard 假設實際應用於人類。爲了公平對待數據，應多提一些其他案例。美國有大規模的研究，顯示這效應是相當薄弱，美國也有一些其他研究顯示效應是相當強勁。因此，證據是頗爲參差。

我想強調，〔這效應〕在人類中很可能是因爲文化，而不是遺傳。畢竟，人們一般會談論這樣的問題，家人一般都能理解。因此，那樣的爲人父母模式可以受文化以及遺傳的影響。然而，這可說是完全符合 Trivers-Willard 假設，只是這可能有文化的解釋，而不是演化的解釋。

因此，我認爲 Shaw-Mohler 定理是把非常不同的各種信息，放在同一理論框架以求解釋。記住今天討論了蟎的性別比例，有亂倫和同類相食的事情，看過了雌雄同體和階段型雌雄同體魚類的性別改變，探討馬鹿和黑猩猩投資在不同性別的後代，以上確實是相當廣泛的生物信息。

如進入性別分配的文獻，會發現 Shaw-Mohler 定理適用於數以百計的案例，表明這定理已抓住演化生物學中非常重要的東西。提醒各位要注意的事實：在有性生殖的種群中，每一個雙倍體成體的基因各半來自父母，後果就是雌雄雙方朝向適應度的路徑是等同的。因此，這是大部分生物的「性生物學」很基本的結構事實。

就性別分配而言，看到交配制度，社會結構，性別選擇，種群結構，生活史演化和遺傳系統之間的確有相當密切的聯繫。測試一下各位有多理解今天談到的雌雄功能是達致適應度的相等路徑，以及 Shaw-Mohler 定理。

可能各位都吃過蝦；蝦出生時是雄性，後來變成雌性。假設在建造蝦場之前，這種蝦三歲時變性。小時候是雄性，三歲時變爲雌性，餘生也是雌性。雌雄功能是達致適應度的相等路徑。現在建造蝦場，開始捕捉那些肥美的大雌蝦，因爲她們是最大的，而蝦場運作有足夠長期的時間，引發演化的反應。對變性的年齡有什麼影響？

答案是這些蝦在兩歲時變性，不是三歲。這是因爲蝦場奪去了它們的雌性功能，而演化要求它們的適應度各有一半是來自雄性和雌性功能。爲了保持這相等性，蝦必須通過雌性創造更多生命空間。蝦場拿走的生命空間是雌性的，所以變性提前。事情就是如此。這些蝦回應蝦場帶來的人爲選擇壓力，改變了變性的年齡和體型。

這門課程稱爲《演化，生態和行爲的原理》，這是理由之一。因爲有這些例子，無從分開這些領域。這些例子集中所有這些東西：主導行爲，生態，種群密度和演化，全都在相互交融。下一講是性擇。

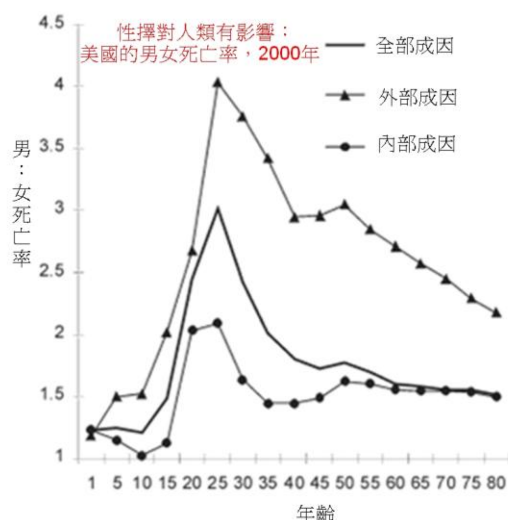
第十三講：性擇

明天二月十二日是達爾文的誕辰。二百多年前，他和林肯在同一天出生。兩人極為反對奴隸制，占星家為此大做文章。但今天要談論性擇。因此，這是情人節的講課。



性擇 sexual selection（性的選擇）實際上是天擇（自然選擇）的組件。當達爾文看著一些鳥類的奢侈羽毛，如上圖所示，他認為除了天擇，還有一些特別的事物。這是因為達爾文認為在某種意義上說，天擇就是最適者生存 the survival of the fittest。[104]

我們現在知道，天擇是繁殖最好的後代存活下來，而且性擇是天擇的組成部分，與交配成功相關。所以性擇基本上就是交配成功與存活之間的取捨。



在座各位大概是十八至四十五歲，各位考慮以下事實：美國的男：女死亡率，在生命早期已經有偏差，到青年時期和二十歲出頭，男：女的死亡率爬升相當驚人，由於外部和內部成因。這樣的偏差足以解釋人類兩性的壽命差距約為四至五年。

這是死亡率的**兩性異形** sexual dimorphism，似乎與愚蠢的冒險行為有關。看來這些年齡的男生表現不同於女生。我們不知道這是否演化和遺傳，或是文化的影響。請各位考慮這些替代的可能性，想一想可以如何測試。

[104] 譯註：「最適者生存」不是達爾文首創的片語。Herbert Spencer 讀過達爾文的《物種起源》後，在他的《生物原理 *Principles of Biology* (1864)》指出他的「最適者生存」經濟理論與達爾文的「天擇」意念不謀而合，都是關乎在掙扎求全時，最有優勢的物種得以保存。達爾文看過 Spencer 的著作，在《物種起源》第五版（1869 年）引用「最適者生存」作為「天擇」的同義詞。教授提到「達爾文認為在某種意義上說，天擇就是最適者生存。」，這要略為解釋。達爾文的「天擇」原意是「更為適合當時當地的環境」，他的「天擇」是物種的內部競爭，大自然從中「選擇」最適者，絕不是一般誤解以為是「最佳體型」或是物種之間的選擇。這誤解後來導致所謂「社會達爾文主義」。楊照《還原演化論》119 至 124 頁解釋甚詳。嚴復《天演論》：「民民物物，各爭有以自存，其始也種與種爭，群與群爭，弱者常為強肉，愚者常為智役。」是建立於誤解，為「弱肉強食」的惡劣社會現象補上虛假的演化依據。近代學者多棄用「最適者生存」，復用「天擇」，因為演化和自然選擇不僅只關乎存活，還有很多其他事物的演化。

從動物研究中得知，越是一夫多妻制的物種，雌：雄壽命有更大差異。一夫一妻制的物種沒有任何差異。看看天鵝或其他一夫一妻制的鳥類，雌雄壽命相同；越是一夫多妻制的物種（三十五個鳥類和哺乳類動物），雄性壽命相對於雌性是較短。

性擇如何發揮作用？如性狀改變，能提高個體吸引或控制配偶的能力，或達致受精，這會增加終生的生殖成功而得到天擇垂青，即使這會降低存活機率。這是關於性和死亡的 Woody Allen 電影。



性擇會改變影響交配成功的性狀，直至交配成功的改善是與適應度其他組件的成本均衡，反應就會停止。這不會去到大規模屠殺和自殺的結局，雖然在少數情況下，一些有性生殖的生物在交配時吃食同類。澳洲的赤背蜘蛛，雄蜘蛛似乎總是自殺。這可能是最極端的例子，很不正常，是極端的例子。[105]

正常的情況是如性擇持續，兩性的行爲和形態會偏離，各自的性狀和行爲會將修改，使它們得到更好的交配成功，但這是有生存條件的代價。

這思路解釋了爲何生物爲了交配而經常承擔極端風險，這解釋了爲何青少年只在成熟時才發展第二性徵。第二性徵讓任何物種的兩性表面看來是有分別，但這是有成本，成本來自各種不同的源頭。成本可能是如青少年看起來像成體，會引起其他成體的競爭行爲——可能被打，或是更難逃脫捕食者。因此，成本可以來自各方面。

關於性擇的主要問題是它的源起，從何而來？我們現在很清楚在沒有異型配子結合之前，不可能有任何性擇。必須有不同大小的配子，必須有個體專門生產小型和大型配子，才可以有事物發揮雌雄的功能，然後發展到雌雄兩性的樣子和行爲。

性擇的機制基本上是兩個：交配競爭和選擇配偶，這過程中有力量微妙地參與其中。有很多的證據。因爲我們是有性生殖的靈長目動物，雖然這方面還要不及倭黑猩猩，這生物學門派吸引非常多的關注是不足爲奇。

性擇的力量實際上是始於由成其好事的性別比例決定交配的當天，也就是說，當地準備交配的雄性與準備交配的雌性彼此之間的比例。這只是要點的簡短概述。

競爭和選擇

競爭和選擇有不同的後果。有限制的性別就會挑三揀四，而另一性別的個體互相競爭。很可能是某一性別有限制，另一性別的個體爲爭奪「性」而競爭，受限性別的個體也可能彼此競爭得到求婚者的關注。沒有什麼可以認爲沒有這樣一回事。這一講描述的過程和力量只是在兩性之間較強。這並不意味著沒有其他事情，有很多這些事情在持續。

105 http://www.micropest.com/photos/red-back-spider.jpg

一般來說，交配競爭在有較大生殖潛力的性別是較爲強勁，這性別應與生殖潛力較小的爲性而競爭。通常雄性有更大的生殖潛力，雌性有較小的生殖潛力，因此一般來說是雄性競爭而雌性選擇。但有一些有趣的例外。

雌性應選擇什麼？這是演化心理學的大題目。美國德州大學的 David Buss 幾年前有一篇極具爭議的評論文章，是有趣的閱讀材料，很難得出硬科學的結論。基本上 Buss 是說雄性選擇看上去健康，有較高生殖潛力的年輕雌性，而雌性選擇已取得資源，有可能幫忙養兒育女的雄性。他說人們就是這樣做：跨越所有文化，在任何時間。顯然這可能引起爭議，情況現在有很多改進，有很多證據指出可以做得更好。但這就是 Buss 的說法。只是針對人類。

動物又如何？可以利用動物真正做實驗，操作，讓它們告知我們爲何選擇配偶。有一些假設。女生可以看著男生說：「他是否控制重要資源，是否好家長，能否有效提供食物？」；或是看著他說：「這可能的配偶是否健康？是否沒有寄生蟲，是否以昂貴訊號宣傳他有能力抵禦寄生蟲和病菌，而這訊號是誠實而不是想欺騙我？」；或是說：「這可能的配偶是否有吸引性伴侶的性狀？我會否有性感的兒子？」

這啓動了有趣的共同演化過程：在雌性大腦以及在雄性形態的性形態特徵表達的偏愛基因共同演化。而這些偏愛基因和吸引力的基因在後代中走到一起，有非常有趣的後果。



我們如何得知這一切？比利時的 André Dhondt 和他的學生對藍山雀做了有趣的研究。André 現在康奈爾大學，藍山雀的問題是它們經常有外遇交配，因此對研究有用。藍山雀頗爲沉迷於通姦。

因爲有遺傳指紋，可以決定這窩和鄰窩雛鳥的父親。雄鳥以這鳥巢爲主要住所，它出外可能是和鄰近雌鳥外遇交配，而另一雄鳥可能走進來和它的雌鳥交配。這些後果取可以跟踪。

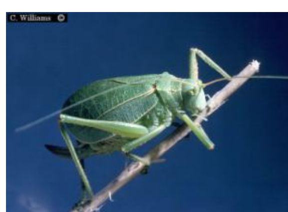
毫無吸引力的傢伙無所作爲，有吸引力的傢伙行動頻繁；就是這樣定義。這是吸引力的行動定義。如果缺乏吸引力的雄鳥體型較小，會比有吸引力的雄鳥死得早，雌鳥因而可以有尋找身體健康雄鳥的線索；有吸引力雄性的後代，活在自家的巢，比缺乏吸引力雌鳥的後代活得更長命。

另一個解釋是直接受益，而不是雌性留意雄性的形態和行爲，找出他有特別好的基因，或是有吸引力的雄性有更好的領土或是較好的父親。這方面我們所知不多。如具吸引力男生的外遇後代（這些雛鳥在其他鳥巢出生，在其他地區出生，被其他的鳥養大，是其他地區的寄養兒童）也是存活得較好，就很難以直接表現型的好處來解釋，這會指出有良好的基因。

這例子說明在田野如何運用自然實驗來嘗試解答那一項性擇假設是正確的：良好基因？直接好處？這些證據是在 2002 年發表。現在可能有更多，各位可以了解一下。無論如何，現在可以利用小鳥的 DNA 指紋。

性擇有一句格言，這是默認條件：卵子昂貴，精子便宜，所以雌性有限制，要挑三揀四，而雄性一生比雌性有較高的生殖成功，但生殖成功的差異也可能較高。結果是雌性一生的生殖成功基本上是受限於後代的數量；雄性一生的生殖成功受限於可以授精的雌性。這是真的不對稱。

這意味著在這默認條件下，雌性成爲限制性資源，爲雄性設置了爭奪配偶的競爭。這容許雌性選擇配偶。通常雌性比雄性挑剔，而雄性比雌性濫交。但也有很多例外。最後我會提到一些非常漂亮的一雌多雄鳥類，雌鳥爲雄鳥設置後宮；雌鳥的形態已經改變，因此這些鳥類物種中，雌鳥顏色鮮豔，佔主導地位，五顏六色，看起來像雄鳥。這是普遍原則，但應注意有時精子其實是比卵子更爲昂貴，精子不總是便宜。以下是例子。


[106]


[107]

有一個例子，挑三揀四的性別是會轉換，視乎它們得到多少食物，這是因爲雄性紡織娘的精囊向雌性輸送營養。雌性不僅得到雄性的精子，也獲得食物。如食物供應短缺，雌性紡織娘在生殖方面是受限於能夠取得多少精囊。雄性這一回退縮了，不再四處求愛，變得忸怩作態；雌性要爲爭奪雄性互鬥，雄性變得挑三揀四。

然而，如食物豐富，雄性的生殖力受限於有多少雌性，而雌性除了精囊還有很多其他的食物來源；雄性求愛而雌性挑三揀四。可以利用這些生物做實驗，只需控制食物數量就可以把模式翻來覆去。實際上是很好的測試案例，因爲是利用同樣的生物個體，以實驗操作轉換兩個不同的求偶模式，直接證實這想法。

爲交配而競爭又如何？大自然有許多裝備，已經看到了一些：鹿的鹿角，一角鯨的長牙，大象的象牙，體重四百五十磅的雄性銀背大猩猩，體重約 120 磅的大猩猩。許多物種的雌雄兩性體型有重大差異。

體型差異的演化實際上是被競賽，爭奪和對抗所推動。雌性袖手旁觀這些競賽，看著雄性投身其中，爲爭奪她們而戰，她們可以因應對方的競爭能力選擇雄性。事實上，雄性戰鬥沒有排除雌性選擇，也許是另一種雌性選擇。這解釋了大體型，裝備精良的雄性，以及兩性異形最突出的例子是鰭足類動物。

---

[106] http://www.fcps.edu/islandcreekes/ecology/Insects/True%20Katydid/t_1203.jpg

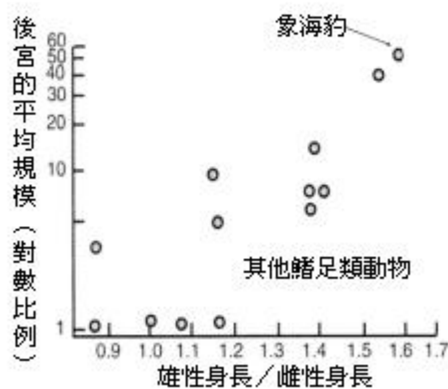
[107] http://www.chicagowildernessmag.org/issues/summer2008/images/pink_katydid.jpg



南象鼻海豹是十分優秀的潛水員，離岸一百英里左右，潛水下降至一千至三千英尺深度，捕食魷魚，非常熟練，有點像小小鯨魚在巡航。雄性海象一年有九個月儲存很多食物，因爲他要把自己拖上海灘，努力保護它的後宮，驅趕其他雄性和積極戰鬥。三個月內它不能進食，變得很暴燥。

這傢伙可以控制海灘後宮的四十或五十頭雌性海豹。四千磅的雄性海豹不容易在海灘跑來跑去。它可是生來在水中流暢游泳，追逐魷魚，而不是用鰭狀肢沿著海灘性交。但這些傢伙做到了，足足三個月，它們遍體鱗傷，要驅趕試圖與後宮佳麗偷偷交配的少年雄海豹。

由於這種空間情況，少年雄海豹其實是讓雌性有少許機會再作選擇。因此，少年雄海豹在大體型主導海豹的後宮之間遊蕩，試圖偷偷交配。這受控制的混亂局面持續三個月，人人因戰鬥力竭疲憊。



看看雄性身長與雌性身長的比例，看看一個鰭足類動物可以控制的後宮規模（以上數據是不同的鰭足類物種）。這是斑海豹，幾乎是一夫一妻制，斑海豹往往終身相伴。雄性象海豹身長約爲雌性的 1.6 倍，這意味著它的體重超過雌性多少？如何利用 1.6 估計體重差異？

以立方計算，雄性象海豹是雌性的五，六倍。如他體重 4000 磅，她約有 850 磅，大概如此。

兩性異型的兩性體型與後宮規模，在生物學有相當強大的關係，說明控制兩性體型差異的演化對爭奪配偶的重要性。

擇偶可能多一點樂趣。我在瑞士的研究生去瑞典參加行爲生態學會議，當時擇偶是文獻的熱門話題。科學會議如常安排晚上酒吧聚會；她四處走走，悄悄地用各種東西裝飾男生，例如羽毛或諸如此類的東西，然後她站在一旁，記錄男生要多久才和女生搭訕，這視乎男生有什麼裝飾。她指出有非常重要的作用：那些看起來最奇怪的實際上最多人注目。

如果你真的是挑三揀四，能夠偵測到高品質領土或良好基因或性感兒子或類似東西，你可以挑三揀四而提高你的適應度。但記得挑三揀四必須花時間。挑三揀四基本上是購物。購物要花時間。如選購時間太久，可能錯過機會，因爲貨架可能是空的。

因此生物應該小心，但不能過分小心。有最佳的等候時間，過後時間消逝，生殖有季節性的生物要面對那一刻終會到來：與任何人交配總比不交配好。因此，挑三揀四是受制於時間。

基於即時表現型好處的選擇，意思是選擇這配偶因爲他有大片領土，我會得到很多食物，或是預見我的孩子會有很多食物；這就是即時表現型的好處，可以解釋很多事情，但不能解釋雄性的奢華形態或競偶行爲，往往兩者是相互有關聯。


孔雀

鼠尾草松雞

天堂鳥

孔雀，鼠尾草松雞，天堂鳥都有競偶行爲。**競偶行爲** lek，是納入英語的少數瑞典文字，瑞典語有兩個意思。第一個意思是體育場所。在瑞典開車，路旁有小標誌寫著 Lek，就會看到運動場。另一個意思也就是行爲生態學的英語意思：雄性年復一年來到慣常的地方地展示，努力吸引雌性和它交配。

在這交配系統，雄性不會照顧嬰兒，只是坐在那裡，展示和相互鬥爭。雌性來到和它們交配，只會得到雄性基因。以上圖片都是雄性，不僅有奢華形態，還有奢華的行爲。



裙風鳥揮舞著翅膀來回，不停舞蹈；這些鳥兒吸引配偶的行爲真的是精心製作。[108]

美國俄勒岡州 Malheur 的雄性鼠尾草松雞，在一月爲爭取配偶而競爭。俄勒岡州東部的一月，氣溫是零下二十度，滿地積雪。這些傢伙在日出之前起來，外出競偶，試圖在競爭中爭先。它們吹大胸膛，發出啪呵的聲音，啪啪，呵呵，啪啪呵，一公里以外都聽得到。它們也盡量表現自己。

在競偶行爲的四周，有虎視眈眈的豺犬。頭上有在空中巡弋的金鷹。這些傢伙冒著極大風險，五點鐘起來在雪地上做愛。這是雄性行爲的嚴重修改。談到作爲荷爾蒙的囚犯，這些傢伙身繫囚牢。



在田野可以做什麼樣的實驗來決定雌性是在尋找什麼？Malte Andersson 有好點子，他研究非洲寡婦鳥。雄鳥有天然的長尾巴，有二至五隻雌鳥在它控制的區域內築巢。[109]

108 http://t3.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcQ2QuWRTJCQ5pNJzCvwc3QwICGYrp0Z3_ZWq2VS7kVeFHJ9i7is
109 http://farm1.static.flickr.com/176/374735624_d22b86fc2e_o.jpg

Malte 在肯尼亞的 Masai Mara 做實驗：他剪短了一些寡婦鳥的尾巴，然後把剪下來的尾巴粘到另一實驗組，製成超級長尾巴。對照組的尾巴在剪短後再粘到一起，沒有改變長度。因此，他有三個組別。短尾巴，超級長尾巴和真正長尾巴的對照組。

短尾巴寡婦鳥的區域平均只有半個鳥巢，加長尾巴的平均幾乎有兩個巢。這些鳥是隨機分配到不同組別。因此，數據表明，雌鳥是在尾巴較長雄性的區域築巢。之後的問題：既然這是好事，有較長尾巴令生殖成功倍增，爲何不是早就有了？爲何演化沒有做到這點？

答案很可能是天擇防止雄性尾巴長度進一步增加，因爲雌性更喜歡的尾巴是比自然種群中發現的更長。如這堂課是用德語就更有趣，通曉德語會明白 *Schwanz*（尾巴／陽具）的雙重意義，看你的想像。

還有另一假設，那就是雌性在尋找什麼？根據這個假設，她在尋找良好基因的跡象，這即是說雌性應更傾向雄性展示誠實而昂貴的信號（留意我把誠實和昂貴連在一起），誠實而昂貴的信號宣稱雄性有優異生存能力的基因，例如，抗寄生蟲和病菌的基因，甚至是不同的主要組織相容性複合體(MHC)等位基因。

脊椎動物的免疫系統部分集成到脊椎神經系統。這兩系統可以互傳信息。如果你的感覺系統有辦法可接收潛在伴侶的 MHC 等位基因的組成資料，傳給大腦，這會影響你的配偶選擇。



這帶到一些你可能享受閱讀的東西。網上找尋「T 恤實驗」，有些文章說明人體氣味影響潛在伴侶。事實證明，爲「T 恤實驗」的結果進行 DNA 序列，看看認爲有吸引力或不具吸引力的人是否有類似或不同的 MHC 等位基因；報告氣味是有吸引力的人各有不同的免疫基因，報告氣味令人厭惡的人有類似的免疫基因。

免疫系統在後代發揮作用以抵禦傳染病，方法是在身體內產生多樣性，要做到這一點，基因必然是不同的。所以，想後代有抗病能力，必須找到有不同 MHC 等位基因的伴侶。還有一些關於人類的證據，顯示我們事實上對氣味有反應，而氣味是含有資訊。已經是相當確立小鼠做到這一點，但在人類不是那麼確定，因爲我們不能做操作性質的實驗。

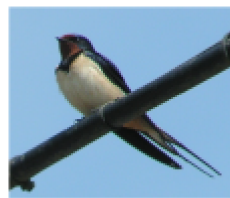
人們犯錯誤，他們和有類似 MHC 基因的對象交配，得出的情況是多次自發流產。似乎不僅是在擇偶層次有選擇，在另一層次也有拒絕沒有抵抗傳染病潛力的合子（受精卵）。芝加哥大學的 Carole Ober 就這方面研究哈特派宗教群體。有趣的研究。

現在我們有什麼證據？如雄性產生宣傳他抵抗疾病的裝飾，可以預期隨著寄生蟲感染增加，雄性的適應度會降低。這現象背後有一項假設，這就是天擇推動這現象。隨著寄生蟲負擔增加，他的

裝飾條件應該減少。他越是不能抵禦寄生蟲，他能表達的裝飾將不如以前那麼戲劇化。所以這意味著裝飾必然是昂貴。

抗病能力必然有一些遺傳變異，否則就不會對天擇有任何反應；只需回到天擇的四個首先條件：必然是這樣。如果這是成立的話，雌性應選擇最多裝飾和最少受寄生感染的雄性。有三個例子的情況不錯，似乎正好發揮作用。


孔雀魚

雉雞

家燕

雌性孔雀魚似乎在尋找雄魚的橙色斑點。雌性雉雞似乎尋找雄雞眼睛周圍的紅虹膜。雌性家燕似乎尋找美麗的對稱長尾巴。

這都有很好的基因論點。這男生有抵抗寄生蟲的基因，所以我和他相好。這正是 Fisher 性感兒子學說的開始。這是第三假說的論據：選擇這配偶，因爲你以爲有了他的兒子，兒子會得到很多交配。

因此，對良好基因的偏愛會選擇這偏愛本身，偏愛的性狀成爲選擇的對象；這解釋了裝飾化的演化。可以這樣理解。雌性孔雀魚喜歡雄魚的橙色斑點，理由是他之所以有這些橙色點斑，是他吃了甲殼類動物得到類胡蘿蔔素。所以，如他真的善於找到高品質食物，就可以做出更大的橙色斑點。因此，這是他覓食能力的廣告。這是好事。因此，這覓食能力基因和偏愛基因都集中在後代，又因爲雄性有更好的覓食能力，偏愛基因就搭上覓食能力基因生殖成功的便車，雌魚會越來越偏愛有橙色斑點的雄魚。這過程一般是這樣開始。一般認爲偏愛最初發展時，是因爲偏愛一個實際上影響後代生殖成功的基因。

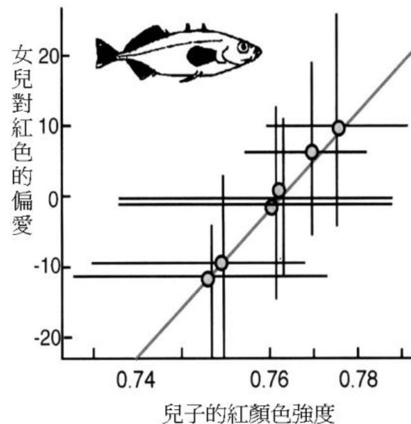
如孔雀魚種群移居到新棲息地，沒有任何甲殼類動物，雄魚要產生類胡蘿蔔素變得困難。但他們仍然可以做出橙色斑點，因爲雌魚有偏愛。雄魚不再是放出良好基因的可靠訊號，訊號只是爲了吸引異性。

演化有了新理由去保持這種選擇。這選擇只是爲了後代的吸引力，因爲生殖成功的一個組成部分就是交配成功；雌魚選擇有橙色斑點的雄魚，也是爲兒子選擇交配成功。

這導致性感兒子的失控選擇。雌性更喜歡有較高適應度的雄性。兩者的偏愛基因在後代中結合，雄性基因是爲了更好的適應度。雌性的偏愛基因搭上雄性適應度基因的便車。一旦建立偏愛，就開始改造本來是中性的雄性性狀，這些性狀甚至是不利的，只是得到雌性偏愛。因此，這導致交配成功。如果這一切成事，母親選擇的父親有可遺傳性狀，使兒子對下一代雌性有吸引力，母親的適應度也有得益。



三刺魚兒子的紅顏色強度，是與女兒偏愛紅色相關。剛才談到偏愛基因和雄性性狀基因在下一代結合，在三刺魚的情況是成立的。雄性三刺魚肚子的紅色又是什麼一回事？這不僅在遺傳方面與雌性偏愛相關；鮮紅的雄魚抵抗寄生蟲。因此，通過選擇〔紅色〕，雌魚避開有寄生感染的雄魚，這也滿足了良好基因假說



可以看到在這種情況下，數據實際上沒有區分這兩者。它不是〔任一／或〕。看來是這兩件事情在同一時間發生。雌性選擇能抵抗寄生蟲的性感兒子。

還有第三種可能性，那就是假設這種事情已在過去持續，雌性形成了一些感官能力察覺到潛在的配偶。各位不是特別善於在紫外線中察覺潛在配偶。蜜蜂做得到，人類做不到。人類的感官能力局限在某些窗戶：眼睛，耳朵，味蕾等等。這概念就是從祖先繼承的感官能力對性狀有偏見。雌性可能只是選擇她們特別看得到或聽得到的雄性。



一個研究透徹的例子是雌性樹蛙的耳膜，接收某些頻率比別的頻率好一些。在巴拿馬，雄性樹蛙發出訊號，雌蛙接收訊號；但雄蛙不能改變訊號超出雌蛙接的頻率範圍；若是她被他吸引，他有生殖成功。不幸的是這也是蝙蝠清晰聽到的頻率。



粗面蝠捕食青蛙；青蛙在繁殖季節盡職盡責喊叫以吸引異性，粗面蝠一撲而下，大快朵頤。

雄蛙不能演化偏離蝙蝠能聽到的的頻率範圍，因爲雌蛙的耳膜局限在一定的大小；這就是**感覺偏差假說** sensory bias hypothesis。以上提到推動雌性選擇的各種假說。雌性選擇可以只是她能特別聽到或看到的事物，以及性感兒子，或是直接利益或是良好基因。

這些事情的實際背景是怎麼回事？當交配時，當作出選擇時，這正是**操作性別比例** operational sex ratio 發揮作用。這基本上是決定選擇的機會，隨交配系統及父母照顧而不同。因此，產生兩性行爲和形態有顯著差異的性擇，是與生態和交配系統及父母照顧模式的演化相關。這些東西相輔相成，形成性狀的綜合特徵。

在**一夫一妻制** monogamy，同等數目的兩性都有後代，雌雄有一個伴侶，操作性別比例沒有多大差別，也沒有太多性擇的機會。在**一妻多夫制** polyandry，雄性比有子女的雌性多，每雌性有兩

個或更多的雄性伴侶。雌性的生殖成功有很大的差異，雄性的生殖成功差異較少。在**一夫多妻制** polygyny 的反向模式，雌性比有後代的雄性多，每雄性有兩個或更多的雌性伴侶，這導致後宮制度和競偶行爲。此外還有**多夫多妻制** polygynandry，雙方各自有多個伴侶。



有一種褐色小鳥 Dunnock[110]，看起來有點像籬雀，生活在很多地方，包括英國劍橋大學植物園。Nick Davies 在那裡研究了很久。一直以來，它被視爲婚姻忠誠的典範而出名，直到 Nick 利用 DNA 指紋圖譜進行父系分析，發現 Dunnocks 是多夫多妻。兩性各自與多個伴侶交配。雌鳥巢內的鳥蛋由多頭雄鳥授精。把食物帶回鳥巢的父親，他的基因散見於其他幾個鳥巢的鳥蛋。Dunnock 是多夫多妻制的很好例證。

在以下兩種情況，擇偶的效應被認爲是尤其強勁。其一是一種性別的生殖成功差異相對較小，而另一方的生殖成功有較大差異。這一性別有限制；另一性別在競爭。這一性別挑三揀四，另一性別在爭鬥。



我提到一妻多夫的鳥類。這是我在亞馬遜見到的肉垂雉行鳥，在雌鳥的地盤有三至五隻雄鳥築巢，她到處和雄鳥交配，在每個鳥巢產蛋後離去，不會花時間養育嬰兒。她只是擊退鄰近地盤的雌鳥。雄鳥照顧嬰兒，



這是雌性瓣蹼鷸，和知更鳥是親戚，都是岸邊鳥類。它們住在遙遠的北極，有類似的情況。雄鳥孵蛋。在雌鳥的地盤有三至五隻雄鳥築巢。對瓣蹼鷸的交配生理已經有一些非常有趣的研究。

當雌性瓣蹼鷸爲吸引異性展示求愛，卵巢表達睾酮。可以想像雌鳥的求愛展示曾在雄性祖先演化，一切控制機制已經設置，要在另一性別表達就只須在正確的時間打開睾酮，這正是她在展示時卵巢的所作所爲。

當雌鳥回到鳥巢下蛋，卵巢分泌雌激素；她的生理在兩點之間來回切換：這一點是由睾酮驅動，在競爭周期中作出雄性展示，另一點由雌激素驅動，在產卵周期下蛋。

這些次要性狀不僅與交配系統和父母照顧模式相關，也在整個生物啓動了一連串的生理整合；要找出這些整合帶入一大堆有趣的生理問題。

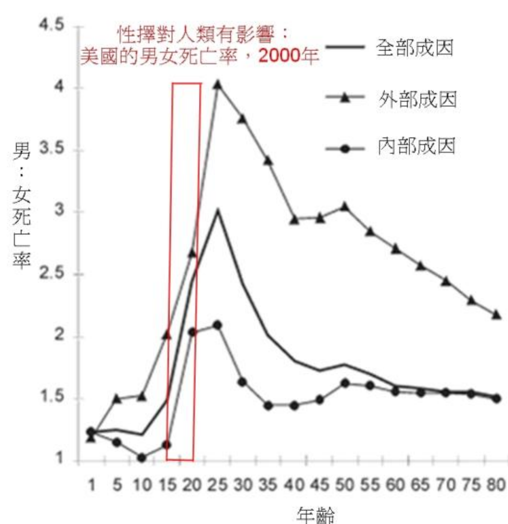
110 http://www.dungevalley.co.uk/Birds/dunnock.jpg

總結性擇。這是天擇的組成部分：交配成功與存活之間的取捨。這不是另一類的選擇，而是天擇的部份。這解釋了植物和動物的很多有吸引力的裝飾。這提出有趣的美學問題，爲何其他〔生物〕認爲有吸引力的事物，我們的大腦看到是美麗的。

配偶是稀缺生殖資源時，就有求偶競賽，而這解釋了很多兩性異形的體型大小異形，例如象海豹等等，特別是多源物種。我們談論兩性異形的程度，直接關係到一夫多妻制的程度；後宮越大規模，異形的規模越大。已經有很多文獻討論有時是非限制的性別實際上是主動選擇。就是這回事。

是否真的需要導致偏愛性感兒子的 Fisher 失控這間接機制來解釋競偶行爲物種的裝飾；邏輯上來說，這似乎是餘下的唯一可能解釋。就好像你是神探福爾摩斯，排除了所有其他假設而作出裁決。但要找到這方面的正面證據一直都是很難。

這看起來有道理而我認爲是可能的。但在這一點上，正面證據顯示什麼已被選擇仍然是未知數。拿到這些生物其中一些的整個基因體，可能會解決這問題，因爲如果能夠找出偏愛基因，就可以尋找選擇的標記；這是長期研究項目。



回到這一點。我想各位想一想。在座各位大概是這紅格子年齡組別。平均而言，這年齡的人類男性死亡率是人類女性的多倍；保險公司都知道，每一次你申請汽車保險，帳單都展示這一點。人類男性似乎是在冒險。我留給各位沒有解答的問題：這是否性擇的產品？下一講討論物種形成。

第十四講：物種和物種形成

今天從微演化走到宏演化。微演化原則有六課講座，現在準備過渡到宏演化原則，物種形成就是微演化與宏演化連接的過程。

進入宏演化，今天討論的幾乎都是物種形成。下一次談論系統發育和分類法，然後是如何使用這些原則的組合來看看演化樹，然後把性狀的演化放上樹型圖和圖譜，就可以整合空間、時間和歷史。

有三種方式看待生命史。第一種比較抽象，我覺得較爲深層次，這是關乎演化的主要事件：生命起源，多細胞構成，語言等等事物。我們檢視地質劇院的重大事件。要是你喜歡在七月四日美國國慶日放煙火，這堂課很有趣，因爲有隕石撞擊和物種滅絕等等。然後看看化石記錄；如只看活生生的生物，就得不到從化石而來的獨特見解。有三種不同方法來處理生命史的議題。

今天談論物種形成。希望在講座結束和各位閱讀、討論之後，能夠解答以下的問題：物種是什麼？是如何起源？有什麼實驗證據或觀測證據，支持我們認爲它們是如何起源的說法？從遺傳學的角度來看，物種形成時發生怎麼事？如通過物種形成的過程來追踪基因，會看到什麼？此外還有一些特殊的問題：無性生殖物種和隱藏物種。

我想指出本系教師在生物學這部份有特殊專長。如果你想接觸系統發育研究的尖端，本系一些人可以幫助你，我們恰好有這方面的專長。紐約時報科學版頭版的〈達爾文專欄〉報導了 Stephen Smith 的博士論文。他去年在這裡剛剛拿到學位。他齊集了植物的生命樹。因此，我們有這些人才，若是你有那一份衝動，可以請教他們。

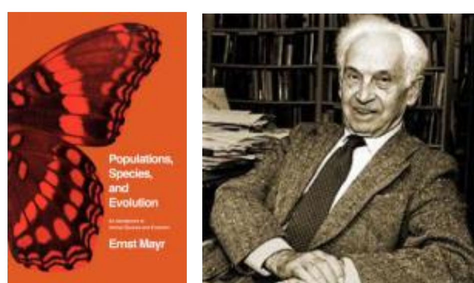


[111]

111 http://www.plantsciences.ucdavis.edu/plantsciences_Faculty/Bloom/CAMEL/Art/DiversityOfLife.jpg

這是基本觀察，一些我們認爲是很自然的事情，第一眼看到時不會質疑爲何是這樣。但其實它是謎團。世上有廣泛的多樣性。看看這世界，是令人驚訝的多樣化。四周看看，有大量的不同種類的生物，似乎分佈在不同組群，這些組群在許多方面互不相關：外觀，行爲，生態，遺傳等。

那麼，世界爲何是這樣的？這是怎麼來的？爲何這星球不只是覆蓋著一層均勻的原始泥，而是這些不同的東西？有很長一段時間它不是這樣的。原核生物世界遺傳方面是多樣化，但肯定沒有這種的形態多樣性。這些被分隔的事物稱爲物種。這位仁兄深刻地影響這門生物學。



Ernst Mayr 幾年前以百歲高齡辭世。他活躍了很長時間。我認識他。他很出眾，有無比能力自圓其說。他在 1963 年發表《動物物種與演化 *Animal Species and Evolution*》，後來發表簡明版《種群，物種與演化 *Populations, Species, and Evolution*》。

他從 1942 年一直研究物種的定義這概念，他認爲物種是一組實際或可能**種間育種** inter-breeding 的自然種群，與其他類似群體在生殖方面全然不同。物種之間的分隔，就是物種以生殖能力凝聚物種成員，並且沒有能力或沒有機會與其他種群的個體繁殖。

這定義有很好的理由，確實抓住了基因分隔的本質，但是在某些情況下不適用。事實上，我認爲生物有強大能力削弱人類發明的分類，幾乎總是有例外。我想補充一點，Ernst Mayr 是偉大的鳥類學家，他受到鳥類物種模式的刺激，想出這定義。如果他是植物學家，可能不會有這樣的定義。

自然雜交的障礙導致分隔：隔離機制常見分爲三類	
植物	**動物**
交配之前＝合子之前	
授粉行爲	交配行爲
開花時間	釋放配子
授粉／授精之後	
自交不親	識別配子
（識別份子）	（結合蛋白和賴氨酸）
受精後＝後合子	
活力，生存，生育	

有一些要思考的問題。是否每一事物都屬於一個物種？如果不是每一事物都屬於一個物種，你是否感到不安？是否有一些原因令你感到不安？我暫且不打算回答。

看看這世界，看到事物是分隔的，有一些非常簡單的機制實際上把事物分隔，所以這些詞彙是物種形成科學和生物學的部份。有一些常見的隔離機制，分爲三大類，在植物和動物中看起來有點不同。

第一類是**交配前** pre-mating 或**合子前** pre-zygotic 隔離，在植物中往往是由授粉行爲和開花時間決定，但不是必然如此；在動物中是由交配行爲和配子 gamete 的釋放來決定。上一講談到的性擇終於有辦法與物種形成連接，因爲選擇伴侶會決定是否有種間雜交的機會。

所以，這其實是關於擇偶的問題，比諸應否爲資源或良好基因或性感兒子或類似事物而擇偶，這是更高層次。擇偶，應該是因爲與配偶交配會形成雜交，或是應與本身物種的成員交配？

要分隔植物，很可能只是以開花時間來分類。想像地球上溫帶地區有山谷朝東，山坡比其他地方較早有日照，因太陽射向地球的角度。溫暖山坡上的一切事情都會加快，涼冷山坡較爲緩慢，兩個斜坡有不同的開花時間，純粹只因爲生物物理原因。最初可能在冰川融化後有植物種群來到這兩斜坡安家，他們無可避免有不同的開花時間，兩個斜坡的植物開始在遺傳上分離。因此，有各種原因分離是這樣開始的。

第二類隔離機制在稍後發生：在**授粉後** post-pollination 或**受精後** post-insemination。植物和實際上在許多藻類和纖毛蟲有「自交不親和 self-incompatibility」機制。這些都是通過識別分子來實施。配子生物學非常有趣。精子尋找卵子，卵子猶疑是否接受精子，在這層次還有許多擇偶的事情。捨此或取彼。現在已相當明白這是由酶催化反應和蛋白質結構（**結合蛋白** bindin 和賴氨酸 lysine）來調節。植物的自交不親和論點基本上是關乎近親繁殖的成本以及自花授精的成本。

這些事情的發生是在這些事件之後：花粉粒落在花柱，開始沿著花柱向下朝向子房生長，花柱的組織檢查是什麼花粉粒；當花粉粒朝著胚珠生長，基本上是製造類似植物的東西，就是在這裡執行自我識別。如花粉是來自同一植物，就會當時打死。

因此是有授粉後和受精後的隔離機制。在受精後，後合子 post-zygotic 隔離機制基本上是關乎活力，生存和生育。因此，一旦兩個品種已分離至一定程度，**雜種體低活力** hybrid inviability 或不育是常見的事。


騾


獅虎

最常見也可能各位都熟悉的騾子是驢和馬的混合體，騾子是不育的。因此，驢和馬之間雜交在演化方面沒有寸進，因爲從來沒有孫子。我相信獅子和老虎雜交所生的獅虎也是如此。事實上雌性獅虎可以成功與雄獅繁殖。雄性獅虎是不育。

然而，在這階段，相當遠親的植物往往能夠雜交，通常不是跨越「屬」或「科」的界限，但有時兩個屬的植物相互雜交，這可能表明分類法是錯誤的。但是，植物一般比動物更容易雜交，這可能是關乎其發育複雜性的差異。動物雜種體低活力通常的原因是發育異常。



識別授粉導致品種分離

我提到要看一看前合子的例子。這是識別授粉導致品種分離。這裡有兩個耬斗菜品種，它們的地理區域可以重疊。留意兩種花有很不同的顏色，這實際上是關乎爲它們授粉那東西的大腦。


蜂鳥授粉


長喙天蛾授粉

飛蛾也有大腦？是的。授粉生物學家深知蜂鳥喜愛紅色和黃色；如果看到白色花朵，一般可以打賭是由蛾或蝙蝠授粉。事實上，如果有機會在紫外線看看這些東西，會看到它們身上的有趣標記，有紫外線標記的花朵往往是蜜蜂授粉，因爲蜜蜂在紫外線的視力特佳。所以這兩品種是被授粉行爲所分隔；請各位在腦海中想一想它們的祖先有相同顏色，然後如何能夠變爲不同。這會是隨著它們專門於某一授粉者，是漸進步驟的過程。

生物物種的概念

在生殖過程的各個階段，物種被各種機制分離。Mayr 提出生物物種的概念；**隔離** isolation 就是生物物種的概念。現在有許多其他的概念。列表提出一些物種概念，也是說明其實要試圖邏輯性說明「物種」這個詞，一直是系統發育生物學家難以處理的任務。事實上，有這樣的列表已經是在衡量難度以及這問題的爭議和分歧。

不同的物種概念
生物物種的概念：Mayr 的隔離概念。
識別物種概念：「雙親生物個體之範圍最廣泛種群，種群有共同的〔特殊的配偶識別系統〕。」(Paterson, 1985)

內聚物種概念：「範圍最廣泛之個體種群，具有通過〔基因和（或）物口交換〕達致表現型內聚的潛力。」(Templeton 1989)

親緣物種概念：「不可再細分之生物群，診斷上與其他類似生物群全然不同，在生物群內有承先繼後的模式。」(Cracraft 1989)

譜系物種概念：「獨有的多個生物組群，獨有組群的成員彼此緊密關連，甚於與組群以外任何生物...基種分類群...即是沒有包含分類群的分類群。」(Baum and Shaw 1995)

演化物種概念：「單一祖先-後代傳承的種群，維繫著與其他類似傳承不同的本身身份，有本身的演化趨勢和歷史命運。」(Wiley 1978)

基因物種概念：「可識別的個體組群，彼此接觸時有極少或沒有中間型產物〔作爲基因頻率空間的群集〕」(Mallet 1995)

推薦參考

賴伯琦：「物種概念」的爭辯

邱獻儀：賴伯琦老師之「物種概念的爭辯」評論稿

賴伯琦：分子生物時代的「物種源始」—生物學中「物種概念」的發展與挑戰

魏國彥：「物種觀」面面觀

這些定義每一個是從略有不同的生物學起點嘗試定義物種，盡可能得出最普遍和有用的定義。而在有些方面，他們全都失敗，這倒是頗爲利索，因爲這意味著有許多工作要做，但在某些方面他們也全是部分正確。

我已經談到 Mayr 的概念。識別概念基本上是基於交配系統。物種是決定彼此交配的東西，這是 Hugh Patterson 的說法。親緣物種概念：有各種方法檢視生命樹和決定什麼組成物種。Joel Cracraft 說它是與其他生物群全然不同的生物群，有承先或繼後的模式。他的說法基本上是〔生命樹〕的上端，關係密切。

早在 1978 年 Wiley 說到，物種是祖先-後代傳承的種群，維繫著與其他類似傳承不同的本身身份，有本身的演化趨勢和歷史命運。我不知道爲什麼他有最後的片語，稍微弄亂了概念。基本上，他是說演化樹的分支有開始和結束，因此有時間期限；就是這樣的事情。

Jim Mallet 提出基因集群物種概念，這是說如果能夠掌握和檢視事物的許多基因數據，想辦法在遺傳空間標繪出來，會發現它們形成不同的叢集，每個單獨叢集就是一個獨立物種。

在稍微不同的背景，以上每一定義都有用。正如我所說，當我們提到「物種」，我認爲各自都點到一些意義。希望各位沒有忘記我沒有解答的問題，這就是我們要怎樣做才形成物種？

比對物種的概念和標準

概念

生物、識別、內聚、親緣、譜系、演化、基因性的物種叢集

標準

初始分離（不論成因）、內聚、單系、可區別

概念和標準

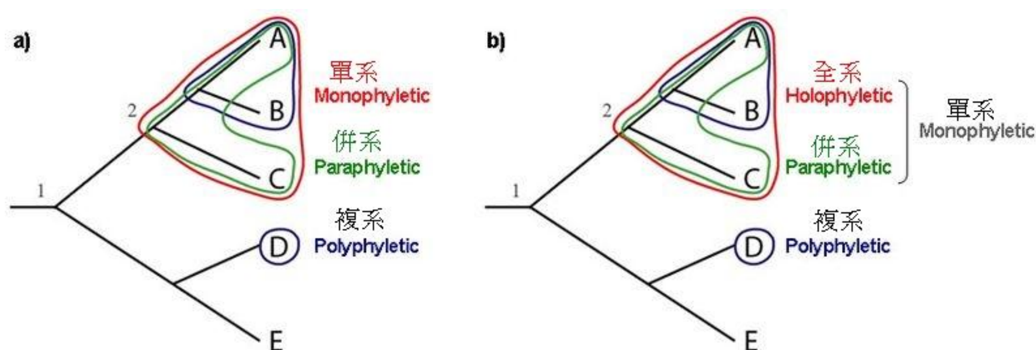
我知道這看起來有點怪異。爲什麼他們區分概念和標準？畢竟標準也是概念。這是因爲他們試圖在討論的範圍內明確他們在談論什麼。因此，概念或多或少是概括如何思考什麼是物種，而標準是經驗法則，決定這東西是否物種。所以，可以把概念視爲抽象，標準是務實。

有了概念，又有一些標準可以適用於任何概念，其中之一會是爲何物種分離？是否有初始分離？當然，要深入的話，可以看看原因；但也許最重要的就只是物種分離，不是爲何。

可以看看物種在某種意義上是否內聚；「**內聚** cohesion」有不同定義，其中一個是「是否有基因混合」？是否彼此繁殖？所以內聚是與生物物種概念有些關係。另一個原因：種群的生物是否**單系** monophyly（單一起源）？這是說它們是否有共同祖先。

然後有「**可區別** distinguishability」的問題：能否實際上區分它們？講座結束前會談到隱藏物種，會發現它們是無法辨識，除了在基因水平。我們不能只是看著它們，看得出有任何區別。但對許多事物這是有用的標準。

物種的分離

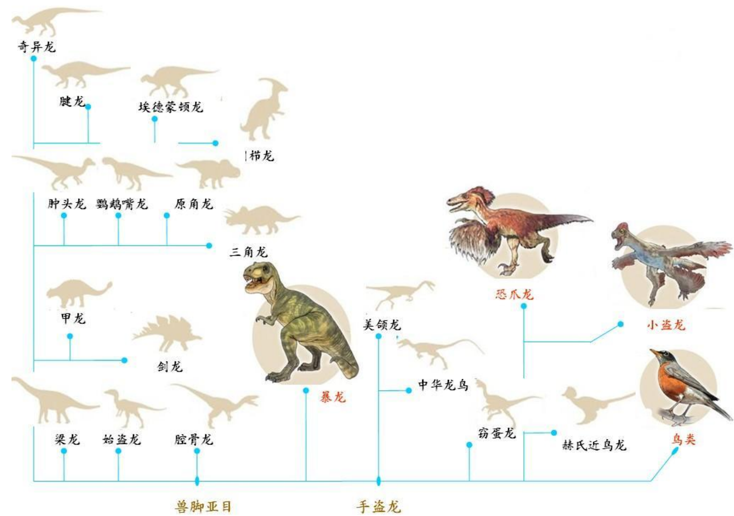


[112]

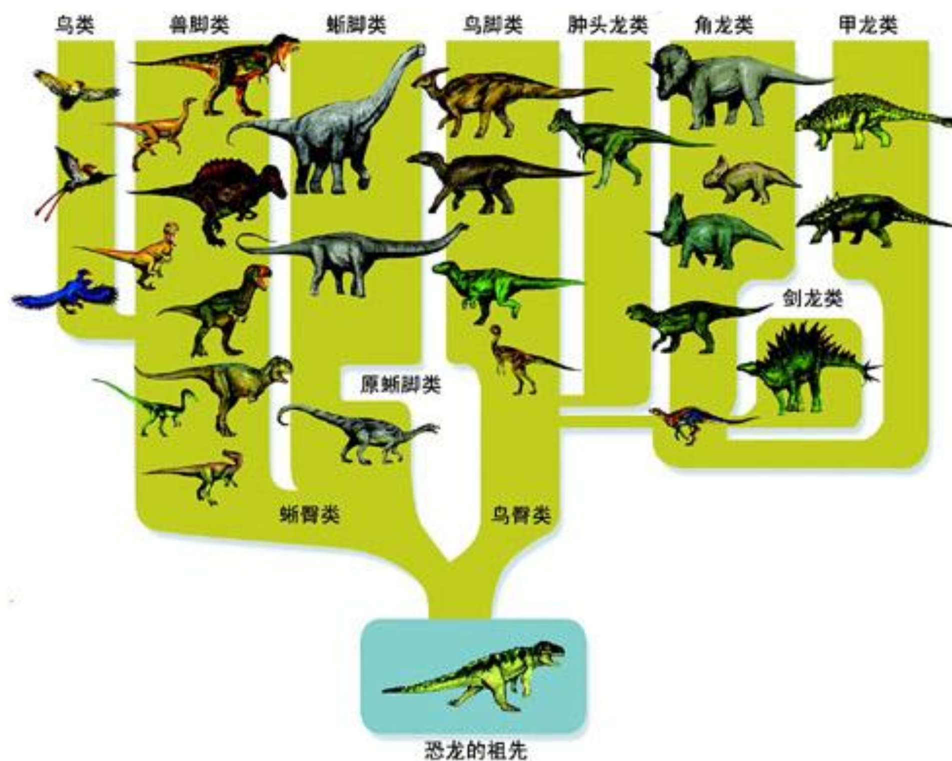
範例圖的現存分類 A-E 是不同但相關的生物，線上的分叉點是共有的祖先。明顯 A 與 B 的關係比與 C 緊密。D 和 E 與 A, B 和 C 那一組的關係是相等的密切，因爲 A-E 的最後共同祖先是在分叉

[112] http://schaechter.asmblog.org/.a/6a00d8341c5e1453ef0134881fb25b970c-550wi

點 1。共有祖先的後裔是「分支 clade」，或稱爲單系，即是紅線區的 A, B, C 和祖先 2。相對來說，沒有共同祖先的分類稱爲複系，即是 A, B 和 D。併系包括共同祖先，但忽略了一些後裔，即是 A, C 和祖先 2，但忽略了 B。分類學的術語並不統一，所以 (2, A, B 和 C) 這分支可稱爲 a 圖的單系或 b 圖的全系；更麻煩的是 b 圖的單系包括併系。在 b 圖的擴大定義，複系之外的全是單系；單系=全系+併系。[113]



[114]



[115]

[113] 這段解釋節譯自 http://schaechter.asmblog.org/schaechter/2010/10/of-terms-in-biology-monophyletic-paraphyletic.html
[114] http://cdn.cocimg.com/webroot/upload/attached/2011-01/31/20110131120100_13042.jpg

單系 monophyly。單系群的東西都有共同祖先，而這共同祖先不是任何其他組群的祖先，組群的任何東西都是從這祖先傳承而來。因此一切東西來自這共同祖先。鳥類似乎都有一個共同祖先，早在白堊紀從恐龍群分離出來，可能早一點在侏羅紀。所有哺乳動物在早期從生物組群分離出來，其後代包括恐龍以及很多其他同一級的東西。

相對於單系群，**併系群** paraphyletic group 不包含成員之最近共同祖先傳下來的所有事物。是的，這一切都有共同祖先，但不包括共同祖先傳下來的一些其他東西，這被排除在外。例如，把魚類當作自然組群是錯誤，因爲四足動物傳承的祖先是與魚類的祖先相同。因此根據定義，兩棲類、爬行動物、鳥類和哺乳動物都應稱爲魚類。

因此需要不同的詞語來反映關係的歷史。爬行動物 reptile 不包含鳥類和哺乳動物。定義爬行動物，要真正準確參考生命樹或是精確的系統發育樹，這個詞其實應該包含鳥類和哺乳動物。究竟是怎麼一回事，這是因爲我們日常語言的文化發展，是先於科學發現表明組群之間的自然關係，因此，日常語言有嵌入錯誤。所以要劃出這些區別，指出錯誤。提到併系群，就像是說這是錯誤。

還有**複系**（多系）polyphyletic，這是另一個錯誤；複系傳承自多個祖先，這些祖先也是劃分爲其他物種分類的祖先。舉例來說，Linniaeus 稱爲蠕蟲的所有物種都是高度複系，包括軟體動物；因此也包括章魚和魷魚。


大戟科


仙人掌科

如因爲舊世界（歐亞）的大戟科和新世界（美洲）的仙人掌科看起來是一樣，把它們當作同一組群，那就錯了；它們實際上是遠房親戚，趨向類似仙人掌類形式；它們有些近親看來不什麼像仙人掌。所以，這樣的群體應分類爲複系。

[115] http://www.lnkp.gov.cn/huashi/UploadFiles_4013/201102/2011022515200501.jpg



大戟科[116]



仙人掌科

對這三種區別是否有任何問題，還是已經解釋清楚這些差異？這是重要的一點，很簡單但重要。

最終是 Kevin De Queiroz 融和了物種的概念和標準。人們爲了物種概念爭論，喋喋不休，他想停止有關概念的爭吵，試圖以建設性的方式解決，嘗試讓研究向前走。他提出：「讓我們看看能否同意，不是每一個人都同意；讓我們看看能否同意從起源到滅絕，物種是整個種群層次的傳承片段。」因此，物種是有時間的期限，是在種群層次，可以在生命樹描繪。

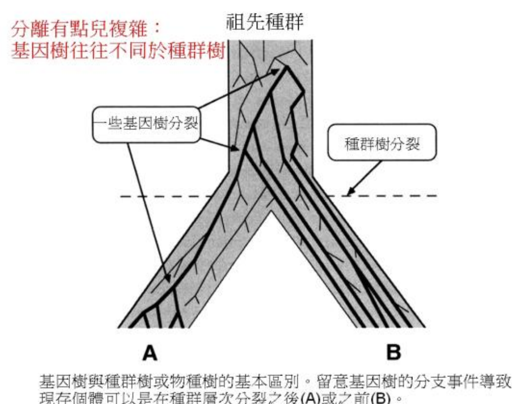
而標準不是概念。標準是標示物種存在的各個階段，實際上並不確定這物種是否一個物種。當物種在生命樹開始演化，若是能追隨這些經歷和標示這些物種標準，完成全部這些標準時就會得出完整的物種。

有什麼標準？有**分離** separation，有**內聚** cohesion，而內聚可以是由實際或潛在雜交造成的遺傳。可以是識別的內聚；可能是潛在配偶的各方可以識別彼此是潛在配偶。可以是活力和生育能力的內聚。因此有後合子的兼容性；這包括了很多植物物種，非常重要。

[116] http://www.botany.wisc.edu/garden/UW-Botanical_Garden/garden_images_3/Euphorbiaceae.jpg

可能有生態內聚。這些東西生活在同一棲息地，同時以一個生態單位過活，這樣做很可能是因為它們實際上是在種群內繁殖。順帶一提，在同一地方彼此保持分離，是兩個獨立物種的很好標準。有兩種事物雖然在同一時間和地點彼此持續相遇，但依然保持分離，這是非常好的跡象表明它們是分離的物種。

另一標準是單系：物種共有最近的共同祖先。區分物種可以利用穩定的形態差異，或利用表現型空間的表現型叢集，或利用基因型空間的基因型叢集；表現型的叢群比獨特型態較為量化。



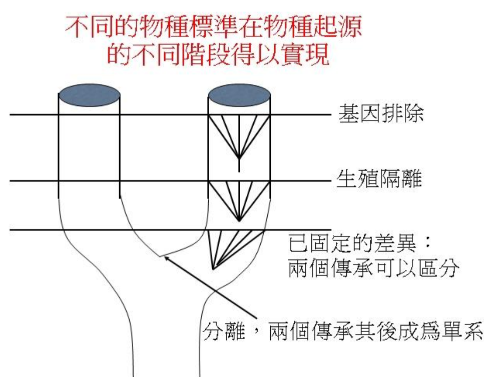
基因樹與種群樹或物種樹的基本區別。留意基因樹的分支事件導致現存個體可以是在種群層次分裂之後(A)或之前(B)。

稍為帶前到一些關於物種形成的遺傳學，這圖片表明**基因樹** gene tree 基本上與**種群樹** population tree 不同。物種形成時，事情的發生是沿著生命樹，有一個分裂和兩個新分支。可以想像每分支有成千上萬的生物。

這些線條顯示在種群分裂之前，基因樹可以先分裂，並在種群分裂後繼續。所謂基因樹分裂實際上有多個可能性。其一是在位點發生突變，種群有了兩個不同的對偶基因，可以由不同過程繼續維持，最終各自走上不同分支。這是一種可能性。

另一種可能性，是即使在這裡也有基因複製，所以現在有兩個不同版本的基因，兩者都正在某些方面被使用。它們是有功能的，不是必然成為偽基因，其中一個副本的後代，實際上在這情況下兩個副本都會走到兩個分支的基因複製事件。因此可能是這樣。

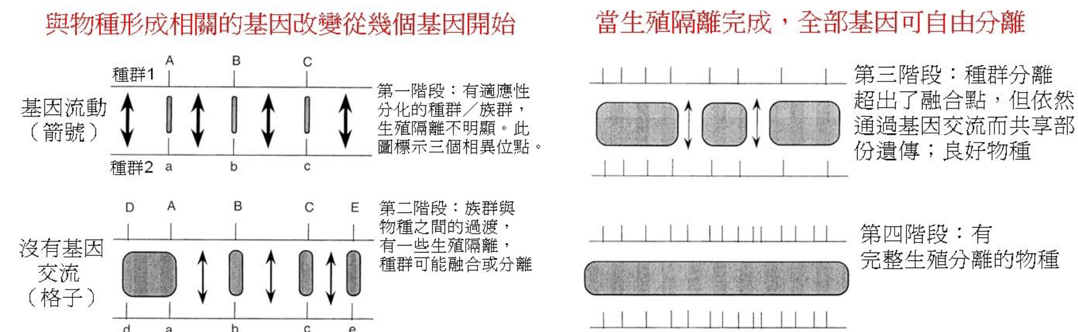
如第二副本取得功能的過程在這一段時間依然繼續，其實是可以想像即使失去一個副本，生物還有可以有功能。無論如何，關鍵是回頭試圖找到不同基因或不同對偶基因的最後共同祖先，很可能基因的最後共同祖先比物種的最後共同祖先有更久遠的時間，因為物種有很多基因。



這過程有一個分離點，在此之後每一傳承分支都會是單系。下一階段，一些基因固定下來，；在這一階段這些物種可以利用基因來區別，可以分辨兩者，因為這兩個傳承分支各有基因版本。

隨著這些遺傳差異積累，它們後來在下一階段繁殖方面會彼此隔離。如兩個物種的兩個個體相遇，它們不可能有活下來的孫子。生殖隔離可以發生在三個不同階段。生殖隔離發生的順序實際上可能是我提出順序的反向；第一次是後合子隔離，然後是後受精隔離，最後是前合子隔離。

完整的基因隔離，就不可能有雜交。有了生殖隔離，就不會有任何雜交，但可能有一些失誤。所以一般是生殖隔離之後才有完整的基因排除這最後階段。這是有點不完美。



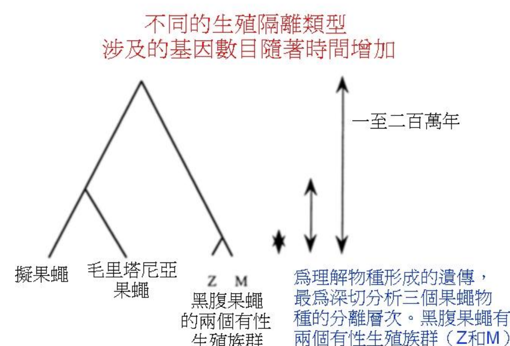
看看**基因體** genome，這最好利用果蠅，因爲它是很好的模型生物。如果你想做這些研究，芝加哥大學吴仲義教授是這方面研究的權威。想像圖片的 A, B, C 是基因體的標記，吳教授認爲當物種形成剛剛開始時，若是檢視整個基因體，在兩個種群之間基因體很多地方有基因流動。

第一階段的種群或族群可能有不同類型的適應。這階段沒有任何生殖隔離，在這三個位點有大量重組，三個位點實際上可以來回移動。因此 A 和 a 可以來回移動，B 和 b 也是如此等等。

在第二階段，基因交流開始有一些阻礙，這正處於族群與物種，族群與亞物種之間的過渡層次，有一定程度的生殖隔離。在這階段種群可以融合或分開。格子顯示再沒有交流的基因體部分。

如果看看基因層次，這生殖隔離的起源是漸進過程，不會一下子出現。開始時是在基因體的部份，然後持續；當這在發展時，在某些位點還有一些基因在交流。我認爲交流依然在進行的部分，是對雜種體低活力或配偶識別沒有重大影響的部分。開始停止的部分是與分離的三個層次任何一個有關。

當生殖隔離完成，所有基因可以自由分離。種群已經超出它們能夠融合的地步，而它們是很好的物種；第三階段依然有少許雜交在繼續；第四階段它們完全分離，再沒有基因流動。



	第一階段	第三階段	第四階段
	Z-M 對賽	擬果蠅與毛里塔尼亞果蠅對賽	擬果蠅與黑腹果蠅對賽
有性生殖行爲	≧15	沒有可比較數據	沒有可比較數據
雄性不育	= 0	≧120	＞ 200
低活力或雌性不孕	= 0	＜10	＞ 10
生殖器形態	= 0	≧19	沒有可比較數據

列表顯示物種分離各層次中形成物種形成不同特質的基因估算數目。只計算至少在一些遺傳背景中有重大影響的基因。第一、三、四階段的定義參見上圖。

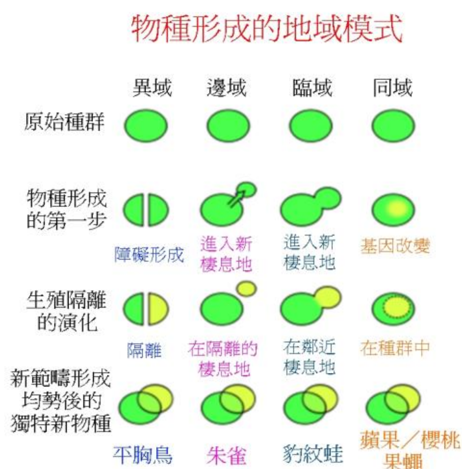
吳仲義的研究是利用擬果蠅，毛里塔尼亞果蠅和黑腹果蠅的兩個有性生殖族群，都是在非洲。他檢視這些物種的基因體，看看有多少當地基因是在那裡有分離，以及這些基因是爲了什麼而編碼。黑腹果蠅的兩個有性生殖族群是最近才分離，大概是五萬或十萬年前，兩者的差異全都是在有性生殖的行爲，例如雄蠅振動翅膀有多快。

第三階段是在擬果蠅與毛里塔尼亞果蠅之間，大概是五十萬年之前，開始留意到有許多不孕不育和低活力或女性不育基因，以及生殖器形態的變化，致使上鎖與鑰匙機制是不相容。回到一二百萬年前的分離，看到更多基因是在這些類別；不育和低活力在積累。

物種的形成

新物種確實如何誕生？我們從現代演化遺傳學回到四十年代，五十年代和六十年代有關物種形成的論點，這些論點很多是關於地域的物種形成。達爾文強調**異域物種形成** allopatric speciation。Gulick 研究夏威夷和波利尼西亞蝸牛的物種形成，他強調異域物種形成。**同域** Sympatric 和**臨域** parapatric 物種形成是在六十年代和七十年代出現的事物。異域意思是不同的地方，同域是同一個地方；臨域是彼此相鄰。

看過吳仲義的分析，從遺傳來說最初只有少數基因發生變化。因此，即使基因體有三萬五千基因，四至五個基因已足以驅動物種形成，因此這正是它發生相當迅速的原因。在生殖隔離之後，這些基因的改變意味著所有其他基因會分離。物種的好標準就是多個物種生活在同一地方，在同一地點，同一時間相遇，但仍然各自獨立。



看看示意圖這些名詞的含義。異域物種形成先有原始種群。然後形成一些地理或地質障礙，它們開始在隔離中分離，於是開始有不同顏色；之後可能重聚，但不會再繁殖，因爲彼此已分離甚遠。



傳統的大規模例子是平胸鳥，是南半球大陸不會飛的鳥，包括鴕鳥，鶴鴕（食火雞），鴯鶓，鷸鴕，馬達加斯加象鳥，新西蘭恐鳥。這些雀鳥都可以說是起源於在 Gondwana 板塊[117]的共同祖先， Gondwana 因板塊構造而解體時，這些祖先生物順著板塊走。它們永不能飛，永不能游。它們實際上乘坐岩石便車來到不同的地方。還有很多其他東西可以形成障礙。山脈可以上升，改變了江河流域；流域可以改變。生物飛到海洋島嶼，形成生殖隔離。



邊域物種形成，意思是鄰近的地域。種群的一些生物四周行走，走進鄰近的區域。論者認爲 Galapagos 朱雀可能在一個島上形成物種，一些可能走上山，有些在海岸停留。



臨域物種形成。大概是同樣力量推動美國東部青蛙的物種形成，而這過程仍然繼續。舉例來說，美國東部海岸豹紋蛙，可以在康涅狄格州和紐約州繁殖無礙。青蛙覆蓋的範圍相當大，從加拿大到東歐的格魯吉亞。若是嘗試把魁北克青蛙和格魯吉亞青蛙配對繁殖，不會成事。但是沿著這條路線可以有雜交繁殖，原則上魁北克的基因可以在格魯吉亞落戶。因此，根據生物物種的定義，它是一個物種，但實際上它是身處分裂的過程。順便說一下，在冰川融化後，這模式得以重新建立。青蛙北移，這模式已在過去一萬二千年前已經建立。

同域特別有趣，因爲爭論熾熱，Ernst Mayr 的幾位博士生起來反對他；其中一位是 Guy Bush。同域物種形成的意念：在同一大片土地生活，在同一時段相遇的所有生物，其中一個種群可以依著小片土地的生態進程而分裂。



最初的例子是在同一果園有蘋果樹和櫻桃樹，在蘋果生活的果蠅會轉移到櫻桃。後代生活在那一種水果，水果氣味就烙印在它們的腦海，它們長大後傾向走到那一種水果；因爲它們是在水果表皮上交配，於是形成生殖隔離，開始出現分離。蘋果果蠅的同域物種形成實際上已經有記錄和跟踪，發生在美國密歇根州。稍後會看到另一例子是非洲湖泊魚類，似乎有同樣事情發生。

把實驗性演化問題從微演化問題推到宏演化問題，並不容易，因爲根據定義，宏演化描述的現象是在較長時段發生。不過，有人企圖在實驗室產生物種形成，大多數是短命的果蠅，我總結一些實驗證據，看看人們在實驗室如何實際能夠創造新物種。

---

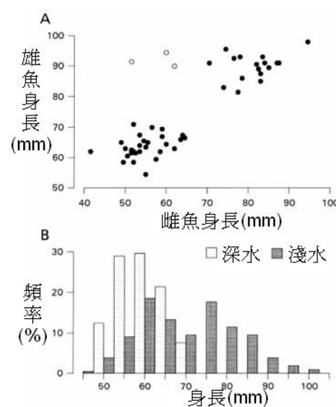
[117] 譯註：地球原爲一大板塊 Pangea，後來分爲南部的 Gondwana 和北部的 Laurasia。Gondwana 在白堊紀時分裂飄移成爲現今的南美、非洲、馬達加斯加、南極洲、澳洲、紐西蘭，以及印度、阿拉伯、土耳其等。

如在異域進行分離的選擇是把種群一分爲二，不讓它們之間有任何基因交流，然後在一個種群某方向強烈選擇一個性狀，在另一種群某方向強烈選擇一個性狀，實際上可以導致生殖隔離開始演化；可以在幾百世代進行。如在異域同一方向中選擇，似乎不能成事。

如果破壞在同域中雜交的事物，然後在同域中以分歧方式選擇，通常一般可以做到。所以是可以在實驗室啓動物種形成的過程；只需要在同域中摧毀任何試圖使其分歧兩種生物之間的雜交，並從不同形態方向選擇這兩種生物。但如以分歧方式選擇時沒有破壞雜交種，這幾乎不能成事。這是物種形成的實驗生物學，有相關文獻。西班牙有這方面的研究。

最近有一些近期的演化理論討論同域物種形成是否可能，而這似乎是可能的；如可以有不同棲息地的分歧選擇，連同本身生態類型的偏愛交配，這可以迅速發生。這理論主要應用於魚類，應用到加拿大卑詩省湖泊的刺魚，也應用到非洲湖泊的慈鯛。

正在進行的同域物種形成：喀麥隆的慈鯛



淺水大魚



深水小魚



留意魚眼

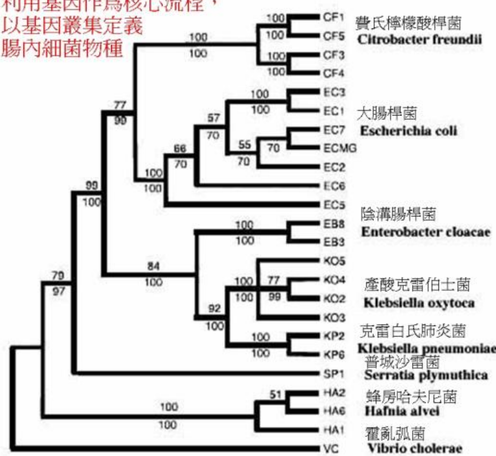
生活在喀麥隆一個湖泊有兩種慈鯛（麗魚）是最近來自共同祖先，往往作爲同一物種。上圖是雄魚和雌魚的身長，有兩個叢集和幾個中間叢集：有一些小雄魚和雌魚，也有一些大雄魚和雌魚；往往在深水層找到小魚，淺水層找到大魚。

看看淺水層和深水層的大小魚頻率，可以看到只在深水層找到小魚，深水層也有少數大魚，但大多數是在淺水層。較深水域較爲黑暗，會發現生活在較深水域的小魚已演化出較大的魚眼，這些魚也開始有一些生殖隔離。

這是不同生態環境的情況；有在深水棲息地比淺水棲息地更爲需要的不同覓食和感官專門化。小魚可能吃食湖底的蝸牛，大魚可能攝食中層水域的浮游生物。有充分理由兩個魚群不相互交配，因爲中間表型的生態方面表現不及大魚小魚，吃食蝸牛或攝食浮游動物不如小魚大魚。

這就是傳統的生態物種形成假說。加拿大卑詩大學 Dolph Schluter 寫了一本著作。有大量文獻，很多人對可能有一些同域物種形成在進行的想法有興趣。

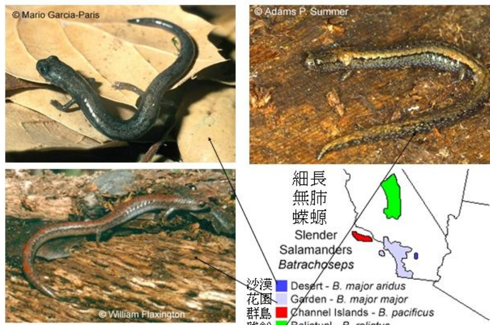
以上看到這些物種標準應用在一定範圍內的生物是相當不錯，另外還有基因型叢集之類，真正解決無性生殖和隱藏物種的問題。以下介紹這議題。



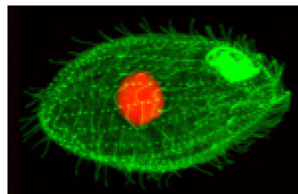
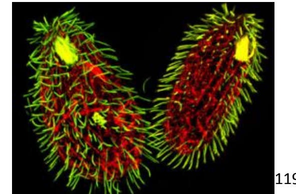
這議題最有用的背景其實是細菌。有一大堆腸道菌群，都是非常精通於水平基因交流。它們的基因體有約 30%是經常交換，相當自由，所以在這生命樹有很多重組。但這些細菌的管家基因的水平交流不是那麼好。

有一個基因的核心組群，負責能量代謝及建造核糖體和細胞壁及類似東西，實際上形成的核心不參與水平基因交流。只專注於這基因核心，就會得到完美的系統發育樹。這形成基因叢集。如果包括正在水平交換的 30%，整個事情變得非常模糊。因此，如專注於基因核心〔管家基因〕，這「基因叢集」的定義很好適用於細菌。

隱藏物種



伯克萊大學的 Dave Wake 研究的美國加州無肺蝾螈有輻射形分佈，有龐大數目的物種和當地形式，有許多要細看基因序列才可以識別。一些蝾螈種群常見有隱藏物種。珊瑚飼養的藻類也常見有隱藏物種。建造珊瑚礁的珊瑚有共生同住的藻類，而珊瑚族和海藻族有很多隱藏的多樣性，從外觀不能區別。外間世界還有許多這樣的多樣性。

 [118]  [119]

隱藏物種最有趣的例子是四膜蟲。這纖毛蟲有十個形體的形態完全沒有區別，在一億年前有著共同祖先。因此，這是物種不變性的很好例子。它們仍然看來是相同。

不過，它們的 DNA 序列有頗大程度的分歧，有趣的是即使它們看起來完全一樣，建立這些結構的蛋白質已經分歧。似乎有強大，保持穩定的選擇維護著它們看來相同，即使基因和建造基因的蛋白質已經分歧。所以這是極爲隱藏，外面的世界有類似的隱藏物種。

[118] http://www.nsf.gov/news/mmg/media/images/tetrahymena1_f.jpg

[119] http://www.nikonsmallworld.com/images/gallery2005/fourbythree/5000_ImageFile1MH_Br.jpg

總結

首先，演化生物學家想出了一堆不同的物種概念。盲子摸象的故事：一人摸著象鼻，說這是繩索；一人摸著象腿，說這是樹幹。他們都有略有不同的觀點；他們強調進程的不同方面。

在思考物種樹時，有用的是記住物種只是整段從整株大樹其中部份；思考基因家譜時，記住物種是單系種群，有別於其他類似的單系種群。

以邏輯區分兩個群體，並稱之為不同物種，要考慮的標準可能是分離，內聚，單系和可解折的程度；是否真的可以區分？剛剛已提到有些差異只能在 DNA 序列看到。這些標準是傳承分歧的階段。

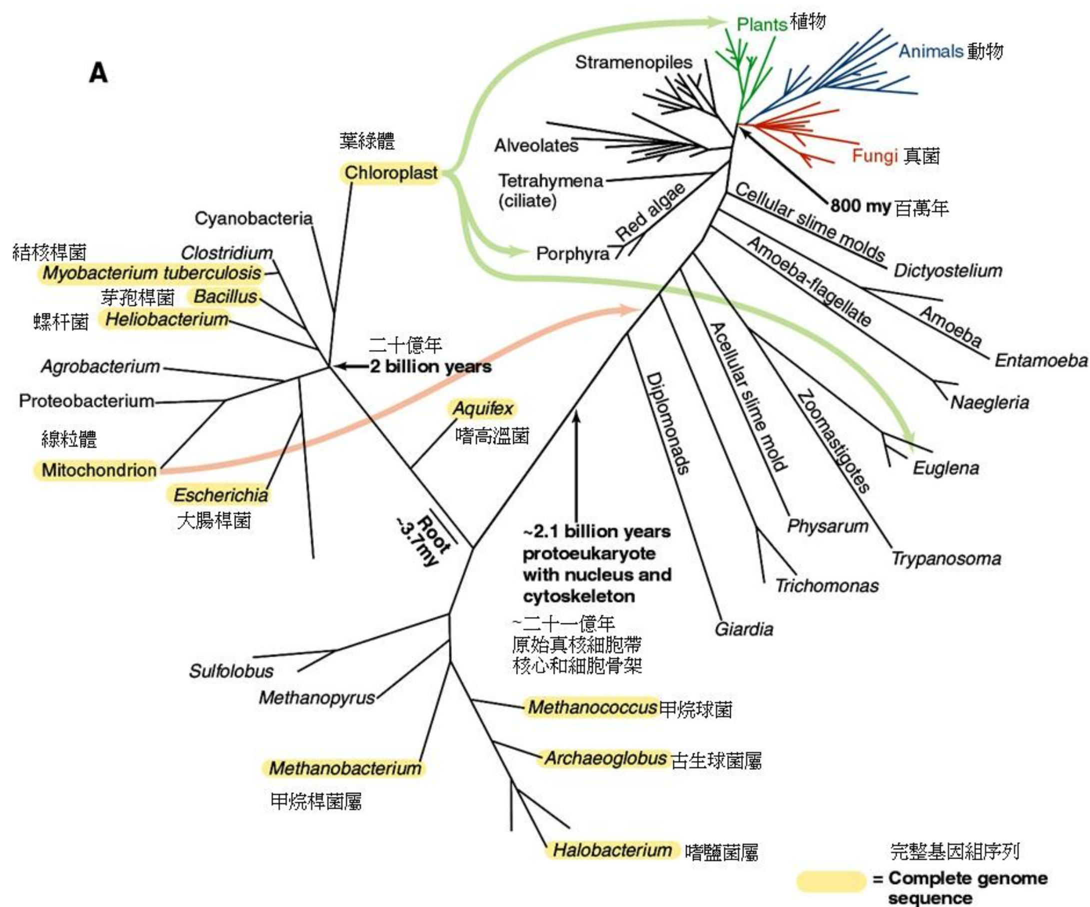
物種形成涉及的基因，開始時數量很少，可能只需要影響雜交子代不能存活的某些方面，或是配偶選擇和行為的某些方面，也許只是改變拍翼的頻率或類似事情。但是，隨著時間推移，所涉及的基因數目增加，以及其他類型的生殖隔離機制開始演化。然後還有這些非常隱秘的物種，只能在遺傳空間中識別為各個叢集。

如果你對這些東西感興趣，2009 年 1 月 20 日出版的《遺傳 *Heredity*》有十篇文章是關於物種形成的遺傳。Jerry Coyne 和 Allen Orr 有物種形成的新作。還可以尋找 Trevor Price, Dolph Schluter, Sergey Gavrilets, Ulf Dieckmann, Michael Doebeli 各人關於物種形成概念的最近著作。下一講討論生命樹採取這一基本要素，即是分支的分離，並開始探討系統發育系統學。

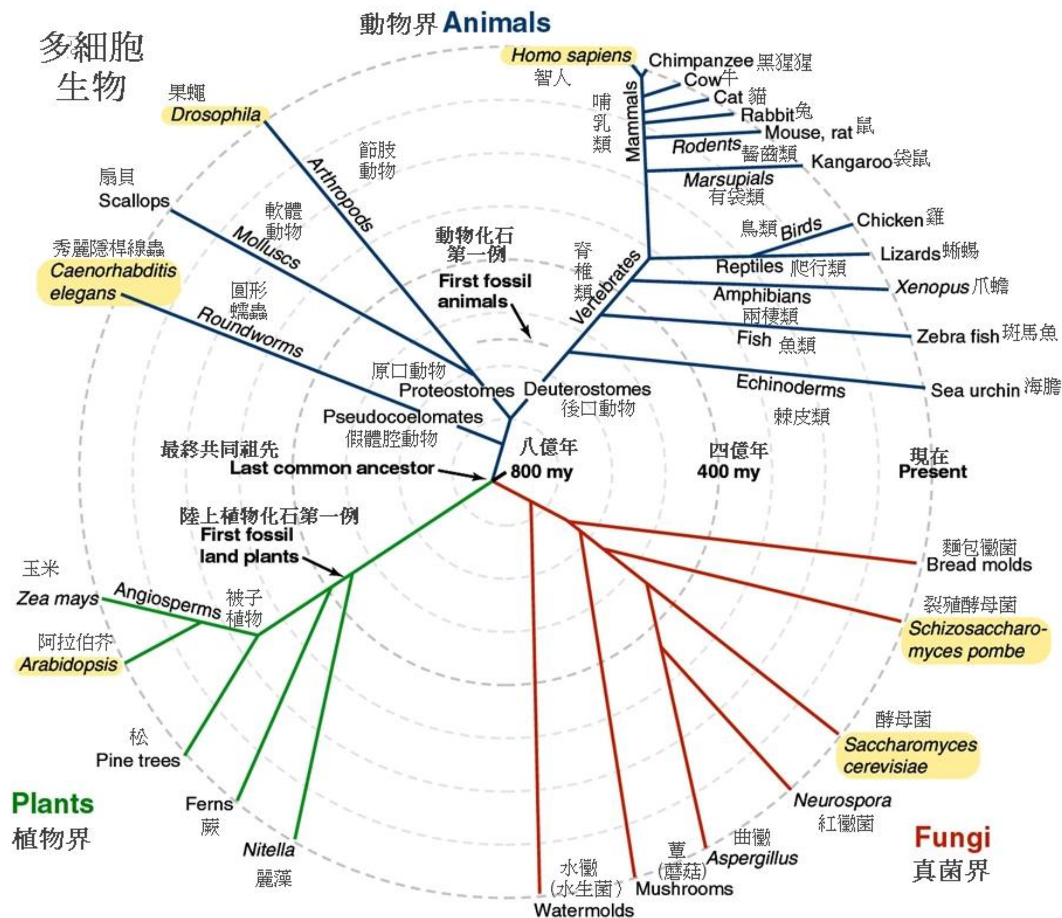
第十五講：譜系學和系統學

今天討論**譜系學**[120]phylogenetics 和**系統學** systematics，有以下的結構。我會提醒大家生命樹是什麼樣子，然後提出**分子系統學** molecular systematics 最近一些令人驚訝的結果，激發這講座；我會涉及譜系學的基本概念，以及如何建立譜系樹。不會很詳細，但希望足夠讓各位對涉及的議題至少有良好感覺。

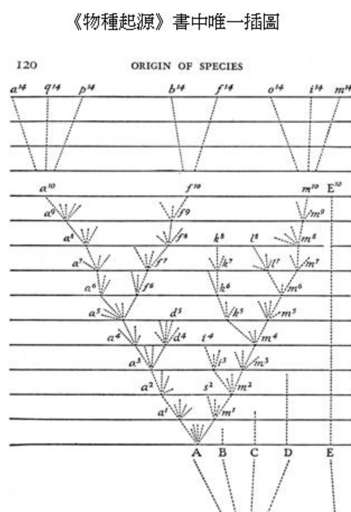
這是第一講的生命樹圖片，表明約三十五億年前已經開發了三大分支。花時間看看這兩張圖片，第二圖是第一圖右上角部份的放大圖，想一想這告知我們生物學方面有多少。



120 譯註：Phylogenetics 慣常譯爲「系統發育學」或「系統發生學」，容易和「development 發育」混淆，而且不能準確表達這門學科的內容。



這提供了非常基本的關係結構，說明哪些東西有共同祖先，為何會期望它們是這一形式，而不是另一形式。在我們的腦海中，它為我們可能發問的問題定下數以千計的比較。它提供非常有用的總體結構。但問題是演化生物學家實際上是如何得出這圖片？他們是否還在修改？答案：他們利用推理的方法，這是我今天要素描的；他們還是在修改。



《物種起源》書中唯一插圖

這圖片不是一成不變，自從第一次有人試圖寫下來就一直在修改。這些都只是工作上的假設；隨著新資訊加入，我們會做到更好，更完善，但現在已有重大修改。

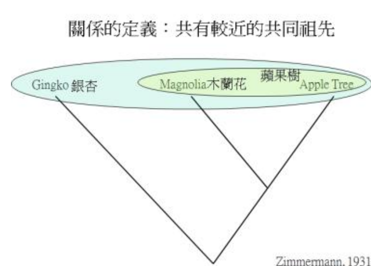
達爾文在《物種起源》談到生命樹：「這是真正奇妙的事實，因為我們熟悉而很容易忽視的奇蹟：在所有時空，所有動物和所有植物是彼此有組群關係。任何綱(class) 的幾個從屬組群不能順序排列，但似乎是圍繞著多個點，這些點又圍繞著其他點。如物種是獨立創建，就不可能解釋這種分類…**同綱生物的附屬關係有時以大樹形式表達**。我深信這比喻在很大程度上是真實…萌芽綠枝代表現有物種，老枝代表長期以來的滅絕物種…幼芽生長帶來新芽，生機勃勃，枝葉繁衍；代代之後，雄偉**生命之樹**之死枝殘幹已淪為地殼[化石]，地面之上皆為蔓延分支和美麗後果。」（131-132 頁）

達爾文以美麗的維多利亞式散文，幻想了生命樹，這是他的著作唯一圖片。他認爲這是真正重要。他畫了草圖，意思是指出很多事物已經滅絕，而通過傳承和共有的共同傳承可以定義彼此的關係。

他可以即時看到生命樹沒有給出的，還有待發現。他說：「我們的分類在可能範疇內會成爲族譜，然後可以真正給出所謂創造的規劃。當我們眼前有明確對象，分類的規則無疑會變得更加簡單。我們沒有血統或徽章；我們必須借助長久以來繼承的特質，發掘和追查大自然族譜的許多傳承線索。」（457 頁）

物種沒有條形碼，額上沒有名字，也不會說明與誰有關係。我們必須追尋。實際上，譜系學花了很長時間才落實清晰的邏輯和清晰的方法。一直有這些概念，但直到約 1965 至 1970 年間才落實，隨後持續約二十年有龐大爭議。現在似乎已塵埃落定，往事如煙，但與我同齡的一輩人仍然記憶猶新，因爲我們見證這爭議。

略爲總結爭議的結論，各位要留意在不是太久遠的過去，這還是極具爭議的科學範疇，因爲有了 DNA 序列數據以及用於確定關係的強大數學和電腦方法，才有長足發展；當時的爭議是究竟應利用那一個。

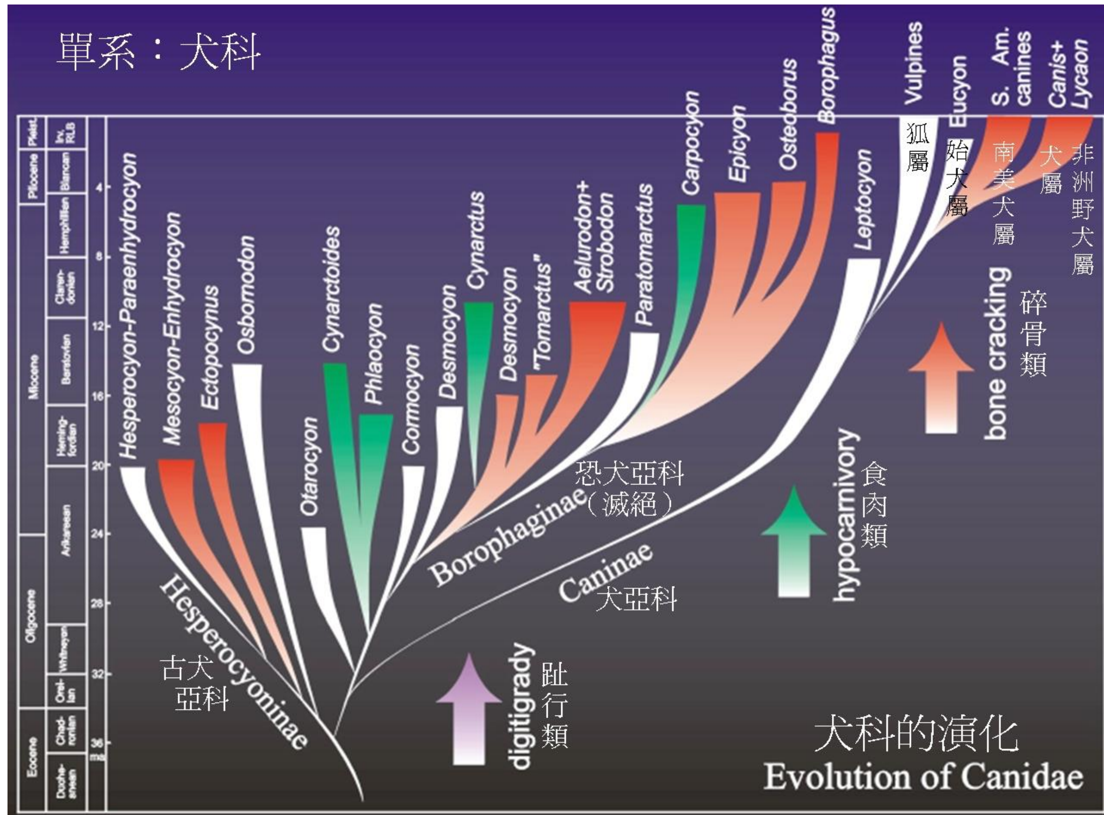


Zimmermann 走出第一步，以簡單草圖說明：關係的定義就是分享最近的共同祖先。因此，木蘭花和蘋果樹彼此更密切相關，而不是銀杏，因爲木蘭花和蘋果樹在生命樹連接的時間點，是後於它們與銀杏連接的時間點。這看起來是非常簡單的想法，但直至 1931 年由 Zimmermann 定爲原則才清楚說明。

重複上一講的詞彙。**單系群** monophyletic 包含來自共同祖先全部後裔組群，沒有不是傳承這個共同祖先的後代；**併系群** paraphyletic 不包含傳承自最近共同祖先的全部物種；**複系群** polyphyletic 真的是大雜燴，這些生物基本上各有本身的演化路線，被錯誤混爲一堆。

這推理方法的基礎是**同源** homology 和**類比** analogy 的概念，在十九世紀初期由 Richard Owen 定義，在達爾文的《物種起源》之前。Owen 是英國倫敦的偉大形態學家；「**同源**」概念基本上是兩個或多個物種有相同的特徵，因爲它們都是同一共同祖先的後代。祖先有這特徵，它們也有。

非同源相似性 homoplasy 或**趨同** convergence：生物形態彼此相似，但不是因爲共同祖先這理由。DNA 中同一序列的突變，將導致非同源相似性。因此，在決定譜系時，同源性有幫助，非同源相似性製造混亂。




森林狼[121]


聖伯納德犬[122]


奇瓦瓦[123]

犬是一個很好的單系群。右上角是犬屬和非洲野犬屬，近親是南美洲狼。森林狼是犬屬，所有家養犬隻都是狼的後代；這是迅速演化的好例子。狼能否在五千年變成聖伯納德犬和奇瓦瓦？可以做到，但要有艱難的繁殖。



我的同事 Armand Kuris 住在 Santa Barbara，決定要創造自己的種族，想創造世上最醜陋的狗，命名爲路易斯安那州沼澤狼狗[124]。他花了六代。這狗真的很醜，已經在美國養犬俱樂部註冊。

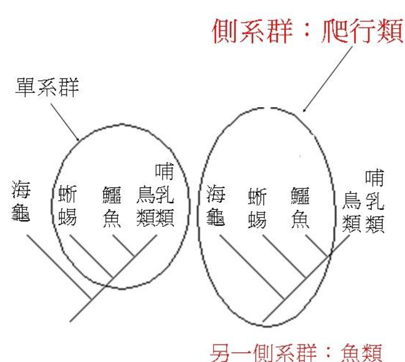
可以利用狗隻快速繁殖。當然，這樣的時間尺度甚至不能放在彩圖頂端的白線。有趣的是，圖中所有這些東西已經滅絕。

---

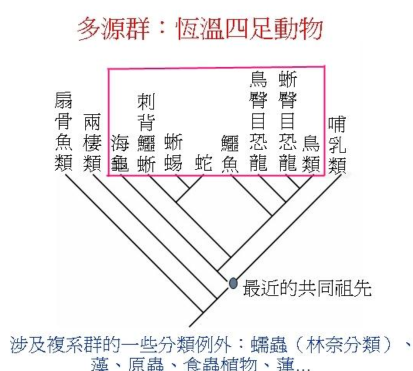
[121] http://www.junglewalk.com/animal-pictures/609/Timber-Wolf-1242.jpg
[122] http://www.breederretriever.com/photopost/data/549/medium/saint_bernard.jpg
[123] http://www.txlcschool.cn/news/fileup/images/chenrl2009338113.jpg
[124] Louisiana Swamp Dog 圖片：http://www.remember.org/wdphotos/swampwolf.jpg

彩圖有一些小標記頗爲有趣。在「犬亞科」的分支有趾行犬，即是它們從此開始追逐跑得快的東西，而演化影響犬隻一如影響馬匹，用腳趾奔跑的開始被選擇。用腳趾奔跑令它們後肢更長。它們後肢更長，因爲用腳趾奔跑，不是直接用腳墊。碎骨類犬隻可以吮食骨頭的骨髓。

這是很好的單系群。可能看不清楚大事記。事情約在四千萬年前始新世開始。犬屬約有五百萬年的歷史，大概和智人一樣古老。



爬行類是側系群，包括海龜，蜥蜴和鱷魚，但沒有鳥類。因此爬行類是不準確的術語。蜥蜴，鱷魚和鳥類合爲「單系群」，但沒有概括性的日常用語[125]。順便說一句，鱷魚築巢和保衛家園，嬰兒鱷魚孵化，像鳥兒一樣的「啾，啾，啾。」鱷魚和鳥類之間的關係是根基穩固的。



複系（多源）群。如恆溫四足動物定義爲一組群，這包含鳥類和哺乳動物。看看紅線區內的生物與鳥類更密切相關，而不是與哺乳類。因此，如定義鳥類和哺乳類是一個組群，這是僞組群，因爲在譜系方面與哺乳類相比，鳥類與很多生物息息相關。圖片整個組群是複系，有兩個不同的源頭。


仙人掌


大戟科

若是把非洲和南美洲看起來像仙人掌的植物放在一起，這是複系群的另一例。南美洲的是仙人掌 cactuse，但非洲的是大戟科 euphorb，看起來像仙人掌。Peabody 博物館有展品，兩者並列。這是複系群，它們趨同走在一起。

[125] 上一講補充資料的「全系 holophyletic」就是這定義。

同樣，鳥類和哺乳類這些恆溫動物是趨同。祖先沒有溫血，演化了兩次，一次演化爲哺乳類動物，一次演化爲鳥類。我知道以前有溫血恐龍，不是很清楚。

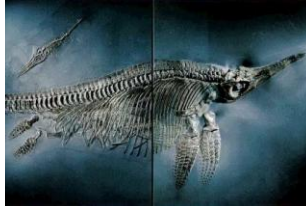
「**同源** homology」是核心概念。圖片是海龜，人類，馬，鳥，蝙蝠和海豹的前肢。這些生物涵蓋頗多的四足動物，生活在陸地的脊椎動物。可見這些結構的各部份是可以匹配。仔細研究會發現它們全都在祖傳狀態，可以看到演化如何改變了結構的比例，改變了厚度，但沒有改變它們彼此的空間關係。

事實上，研究它們的發育，會發現脊骨長出同樣的神經連接肢體的相同部分，在演化時間內所有這些狀態得以保留。同源異型盒(HOX)基因控制生物發育，不同 HOX 基因控制肱骨，橈骨，尺骨或指骨的發育；這些基因的 DNA 序列實際上是同源。因此，形態的同源性背後是分子的同源性。

看看分子序列，有一個基因在人類稱爲無虹膜，在果蠅稱爲無眼；這些不是 DNA 序列，這是蛋白質序列，因此這些是氨基酸；六十個氨基酸只有六個是不同。這兩序列 90%相同。有搜索算法，如 BLAST，可以尋找這些相似性。如果有候選基因或候選蛋白質序列，可以把搜索條件輸入到搜索引擎，找尋其他物種的其他基因。這樣就可以檢視分子同源性。

果蠅的同源 HOM 複合體和人類同源異型 HOX 複合體有良好的分子同源性：染色體的基因序列，以及這些基因在發育方面控制的軀體部份，在人類和果蠅是類似，這實際上結合以上所見的一切。這就是共有祖傳的信號，就是這樣的分子信息用於構建更廣泛的生命樹。因此，這些信號連結節肢動物，環節動物，軟體動物，棘皮動物和脊索動物。

類似 analogy 或**趨同** convergence 是誤導的信息，因爲這意味著天擇把各自演化的生物塑造成爲共同形狀，而這些生物的姐妹群和親戚沒有這些形狀。海豚和魚龍的梭形軀體非常相似，這是因爲有強大的選擇，爲了在大海迅速游泳和追逐魚類和章魚；海豚和魚龍都是如此。



「類似」有更深層意義。海豚是活產胎生。魚龍也是如此。德國 Tübingen 南部有博物館，藏有世上最多的懷孕魚龍藏品，可以看到魚龍剛好分娩時的化石[126]。它們往往有雙胞胎，甚至三胞胎。

因此，「類似」的定義是兩件事物看起來很相像，儘管它們有很多親戚看起來相當不同，在生命樹相距甚遠。所以，海豚與袋鼠比起魚龍更是密切相關，而魚龍與蜂鳥更密切相關，不是海豚；儘管它們看起來相似。這就是「類似」。

掌握了 DNA 序列和邏輯，可以做很多分子系統學研究，發現有一些令人驚訝的關係，因爲類似和趨同已經覆蓋了關係，或是因爲演化已經大大改變了這些動物的外觀，很難看出它們與誰有關。

以下是一些我的見解。其他人有不同見解。



豬籠草



毛氈苔

舌形蟲以前是神秘的生物群體，後來發現與魚蝨密切相關。一直以來有**食蟲植物** carnivorous plant 這組群，一直以爲豬籠草和毛氈苔（茅膏菜）有關係。這些植物非常適應生活在低氮環境，但依然要有氮製造蛋白質，於是殺死昆蟲和其他生物來取得氮。其中一些甚至可以殺死小青蛙。因此人們認爲可能有一個自然組群在祖先環境演化出這些能力，所以它們是彼此相關。但它們不是。已經有多次這樣的事情。

鯨魚來自何處？不是很清楚。人們可能以爲鯨魚或許與海豹相關，或是其他水生哺乳動物，像水獺。但海豹，水獺是食肉動物；原來鯨魚，包括齒鯨，勤於食肉的海豚和抹香鯨都是**蹄類動物 ungulate**。以前，蹄類動物四處吃食植物，進入水中後停止吃植物，開始吃食魚類，吃章魚；有一些濾食性動物吃食很多甲殼類動物。



美國梧桐[127]



楓葉[128]

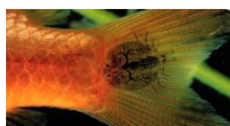
[126] http://cas.bellarmine.edu/tietjen/images/ichthyosaur.jpg

美國梧桐傳統上用來裝飾歐洲的廣場。夏天在義大利或法國，閒坐看世界，可能就是坐在梧桐樹下。梧桐的葉子看起來像楓葉。梧桐樹的白樹皮有斑點，只是看樹葉，會以爲梧桐樹與楓樹相關。它們不是。梧桐其實與睡蓮更密切相關。

深藏在 DNA 序列有頗多驚喜，沒有明顯的形態；這些不僅證明了分子系統學的力量，也證明了天擇的力量改變了生物的形狀，改變的方式深刻改變和創造有關「關係」的各種不當印象。



舌形蟲爬滿在鱷魚的上顎，生活在鱷魚和狗的鼻子，不喜歡以人類爲居所，你不用太擔心這噁心，令人毛骨悚然的爬蟲。它實際上看起來像甲蟲的幼蟲或類似的東西，看起來有點像黃粉蟲（麵包蟲）。它有環節，內部結構很有趣。



原來舌形蟲與魚蝨[129]最密切相關，事實上是它們躲藏在魚蝨。大概是鱷魚吃了魚類，攝入魚的寄生蟲；寄生蟲想到：「天啊，我要如何適應鱷魚？」它離開宿主魚，停留在鱷魚嘴巴，爬上鼻子，就可以生存；基本上就是這回事。


豬籠草


毛氈苔

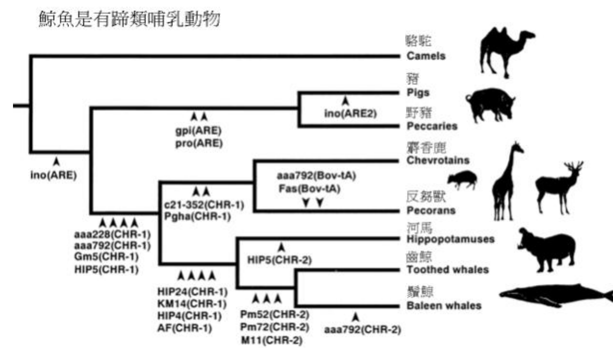
這是兩種食肉植物，是複系群。豬籠草已獨自演化至少三次，捕蠅的毛氈苔至少有五次。有兩個豬籠草組群是毛氈苔姐妹群兩個分支的姊妹組群，其他的有其他姐妹群。實際上這些是非常酷的植物。

要收集很多豬籠草，世上熱點是婆羅洲，這不是偶然的。婆羅洲島上土壤貧瘠，非常，非常缺氮；生活在婆羅洲的樹木和灌木，許多有特殊適應化修改，以應付這種低養份環境。

像捕蠅草和毛氈苔這些生物，往往在沼澤中生長，養份也非常差。在耶魯大學附近的 Bethany 沼澤就可以找到。這是冰川退卻後留下的鍋形湖，薄層植被在湖面生長，植物長在水中，養份很差；那裡有捕蠅草生長，捕捉蒼蠅以取得蛋白質。

---

[127] http://texastreeplanting.tamu.edu/treepictures/sycamore.jpg
[128] http://national-flowers.info/wp-content/uploads/2010/08/Canada_State_Flower_Maple_Leaf8.jpg
[129] http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/argulus-japonicus-host_65069_1.jpg



這是生命樹的一大塊，顯示有蹄類哺乳動物的輻射形分佈。可以看到無論是齒鯨和鬚鯨都是有蹄類哺乳動物的分類，最接近的近親是河馬。大概三千五百萬年前，河馬祖先進入海洋；生命樹標記有一些基因沿著這些特殊路線改變，這就是這些關係的訊號。

要記住：外表是騙人的，要有檢測工作。如何檢測？如何建立譜系樹？在我發表之前，各位有那些最喜歡的譜系？

助教 Jeremy 最感興趣的是「買麻藤目」，與開花植物無關。由於買麻藤目有雙受精，這是植物或開花植物非常有趣的創新。實際上，銀杏樹是裸子植物（例如松樹）的買麻藤目。這些認識是來自 Burleigh 和 Mathews [2004 年發表的論文]。

如何建立譜系樹

譜系樹不斷變化，是在移動的目標，變得更好。基本分支的移動不多，但在上端動作多多。那麼，如何建立譜系樹？

這一點很重要。要有一些特徵；性狀的狀態。可能是核苷酸序列。可能是生物是否有鱗片或毛，也可能是否有三或四腔心臟。可能是很多事物。因此要有特徵，要有不同的狀態。提供信息的特徵是**共有衍徵** shared derived characters（衍生而來的性狀狀態，源自最近的共同祖先）；給出譜系信息的特徵是組群全部成員共有，但與祖先不同。

要定義「衍生」，可以與原始狀態比較。原始狀態是以前的狀態，衍生狀態是現在的狀態，這是在生命樹某處，沒有譜系樹不能比較。所以這是矛盾。沒有譜系樹，無法確定誰先誰後，因而無從知道特徵兩極化。特徵兩極化，是在一系列性狀狀態的兩極之間，知道那個狀態是原始，那個是衍生。有方法可以擺脫這邏輯困境。

其一是檢視所有可能的譜系樹，選出最簡單的，這是艱巨的計算問題。這是簡約，邏輯的原則，不是經驗的原則，也不一定是演化的運作方式。但由於有很多可能的譜系樹，選出最簡單的就是說：「我們是如何處理我們的無知。」

或許可以選出最可能看到觀察所見特徵的譜系樹，這就是所謂最大可能性原則。事實上，在譜系學的電腦程式和理論論據，這是兩個主題，有許多方法以各種方式把它們結合。

同源性結構



同源性分子

基因：
LQRNRTSFTQE QIEALEKEFERTHYPDVFARERLAAKIDLPEARIQVWFSNRRAKWRREE 無虹膜（人類）
LQRNRTSFTNDQIDSLEKEFERTHYPDVFARERLAGKIGLPEARIQVWFSNRRAKWRREE 無眼（果蠅）

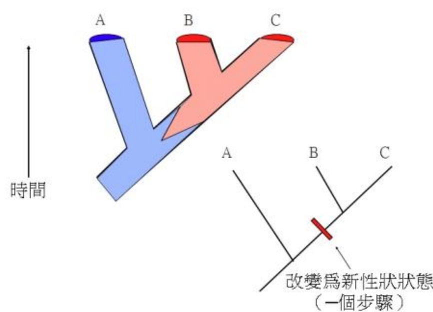
兩個序列的六十個氨基酸只有六個是不同，有90%是相同。

略略討論點**共有衍徵** shared-derived characters。重複前肢不同部位的彩圖。前肢順序有肱骨，橈骨，尺骨，腕骨和掌骨，對辨別蝙蝠和海龜沒有幫助。四足動物都有這性狀。因此，尋找在這些部位的生物，無助於區分海龜，鯨魚或海豹。它們全都有，不能說明它們是否彼此密切相關，因爲它們都是得自共同祖先，不是衍生而來。

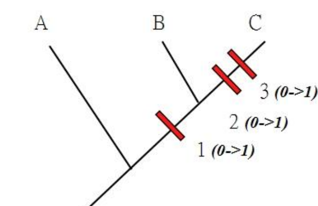
但是，這結構區分四足動物與葉鰭魚類。所以譜系樹這一點成爲組群的有用共有衍生標記；這是我們非常有信心認爲四足動物是完整組群的理由，脊椎動物不是多次離開水世界。在這方面，這標記著在共同祖先只出現了一次的性狀，由它們共有，最接近的近親都沒有。

這術語源於希臘文，就是所謂**共有裔徵** synapomorphy」：syn 是「共有」；apo 是「衍生」；morph 是「性狀」；synapomorphy 就是「後裔共有的衍生性狀。」。

有一堆重要的東西。只是看來相同，無濟於事。共有和衍生的性狀是帶有信息的性狀。共有什麼？衍生什麼？有什麼信息？全視乎背景，視乎是在譜系樹那一部份



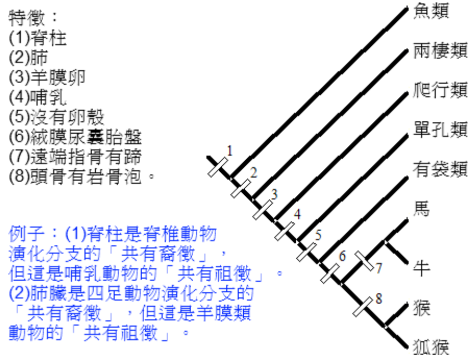
略談建立譜系樹。演化是極其複雜，有很多事情。假設 A 有一性狀是處於祖傳狀態，而 A、B、C 之間有性狀的新狀態在演化。祖傳狀態是藍色，新狀態是紅色。這標記是性狀開始發生變化，然後在種群中蔓延，到了這一點變化被固定下來。



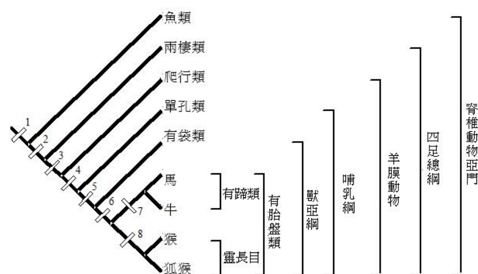
A，B和C是有族裔關係的實體
—物種，基因或略高階層分類群。

1, 2和3是形態或分子的特徵。

A，B 和 C 一般是物種，但可能是有其他事物：可能是基因，也可能是「屬」或「科」或類似的東西。1, 2 和 3 是特徵，可以是形態，也可以是分子。慣例以 0 標示祖傳狀態，衍生狀態標示爲 1，箭頭表示由祖傳狀態走向衍生狀態。上圖基本上說明性狀 1 在 A 和 B 之間從祖傳狀態改變爲衍生狀態；其後在 B 之後有 C 的衍生，而 C 有多兩項變化。這就是圖片給出的信息。



圖片是有趣的脊椎動物譜系圖。脊椎動物譜系圖某些組群有一些古怪的名字：例如爬行類不是真的爬行。利用脊椎動物的以下特徵：脊柱，肺臟，羊膜卵，哺乳，沒有卵殼，絨膜尿囊胎盤，遠端指骨有蹄，頭骨有岩骨泡；沿著斜線才可以看到這些特徵區分各個組群；有蹄類哺乳動物包括馬和牛就是這樣一回事。

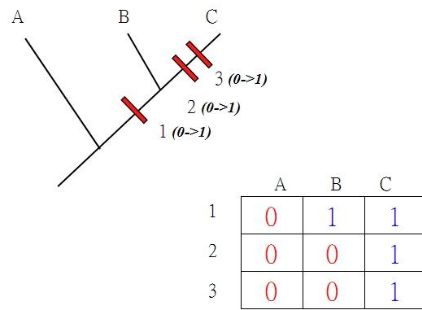


脊柱是脊椎動物的共有衍徵，這裡有一大堆。但如只看哺乳動物，這是祖先性狀，不是衍生性狀，是共有的原始性狀，是共有祖徵，不是共有衍徵。特徵 2 是肺臟，是四足動物的共有衍徵，但在羊膜動物是共有祖徵。因此，一個性狀究竟是「共有祖徵」或「共有衍徵」，要視乎它在生命樹的位置，以及發揮的功能。

譜系樹與命名之間的關係。理想情況下，這關係應是完全清楚和毫不含糊；知道命名就知道這生物在譜系樹的位置。這是很難的事情，實在是太困難了，致使現在有準備全部推翻林奈分類法。這是由耶魯大學一些人在帶領：本系副校長 Michael Donoghue 和地質與地球物理系的古生物學 Jacques Gauthier 教授。他們努力制定一套命名方法，能夠標明生物在譜系樹的完整位置。這會是長長的電腦代碼，不是像「智人 Homo sapiens」這樣的林奈命名。新命名包含更多信息，可能只適合存儲在 iPhone，或是任何取代人類記憶的東西。

理想的話，這些術語將映射到自然的關係，實際上映射這些自然的關係。因此，靈長目動物和有蹄類動物是包含在有胎盤的哺乳動物。獸亞綱哺乳動物包括有袋動物，而哺乳動物包括單孔目（多刺的針鼴和鴨嘴獸）。在這兩者和有袋動物之間有了雌性生殖道演化，因爲單孔目仍然下蛋。然後羊膜動物會包括所謂爬行動物，這實際上是鱷魚，蜥蜴，蛇，龜。四足動物包括兩棲類，然後脊椎動物也包括魚類。因此，這是自然的分類，這是生物分類命名應關連全部優秀系統學的途徑。

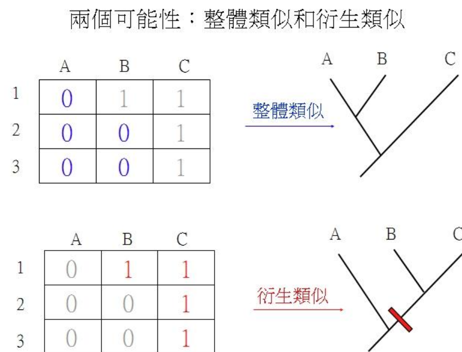
問題：如何從特徵矩陣得出正確的譜系樹



	A	B	C
1	0	1	1
2	0	0	1
3	0	0	1

如何從特徵矩陣實際得出正確的譜系樹？暫且只是想弄清楚生物是否相關，還談不上譜系樹。有三個物種，有三個特徵；在這個例子，祖先特徵是 0，衍生特徵是 1。

這特別的特徵矩陣是符合以這種方式繪畫譜系樹，然後在〔方格〕記錄過渡。當特徵 1 從祖先過渡至衍生，它在 B 和 C 改變了；當特徵 2 和 3 從祖先過渡到衍生，只有在 C 才改變。能否看到譜系樹與矩陣相關？



	A	B	C
1	0	1	1
2	0	0	1
3	0	0	1

	A	B	C
1	0	1	1
2	0	0	1
3	0	0	1

看看整體相似，A 和 B 共有五項祖先特徵。A 的性狀 1, 2 和 3 都是祖傳狀態。B 有祖先性狀 2 和 3；這得出右邊的譜系樹。看看衍生相似，會得出右下的生命樹，留意樹上發生的事情。整體相似是誤導；右下譜系樹是共有衍生性狀的親緣關係，把 B 的姊妹從 A 移至 C。

如特徵有衝突，似乎訴說不同的故事，怎麼辦？



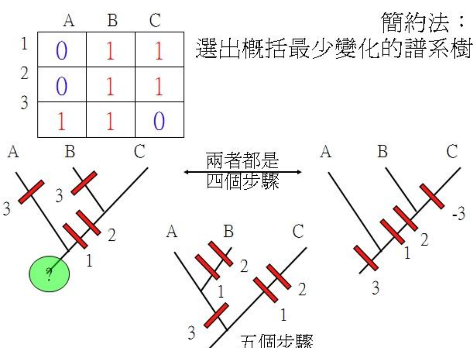
沒有衝突

	A	B	C
1	0	1	1
2	0	0	1
3	0	0	1

特徵3與特徵1和2有衝突

	A	B	C
1	0	1	1
2	0	1	1
3	1	1	0

如果生命是這麼簡單。生命從來不是簡單。性狀給出的信息可以相互衝突，經常如此。上圖是沒有衝突的特徵矩陣，下圖是有衝突的特徵矩陣。如只計量性狀 1 和 2，一切平安無事。但計量特徵 3，特徵 3 似乎表明 C 有祖傳性狀。開始看起來 C 將是高度衍生物種。但是查

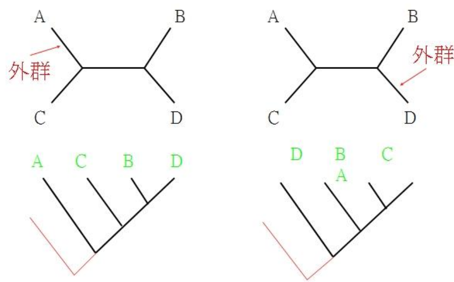


	A	B	C
1	0	1	1
2	0	1	1
3	1	1	0

可以選出最簡單的譜系樹，即是最少變化的譜系樹。以上三個譜系樹都符合這個特徵矩陣。自行試試在圖上繪製所有這些變化。基本上譜系樹指出性狀 3 改變了兩次：曾在 A 和 B 各自改變了一次，所以是沿著這些分支從祖傳狀態改變爲衍生狀態。而性狀 1 和 2 是在 A 與 B 和 C 之間起變化。再試一下，就會發現這些譜系樹確實符合特徵矩陣；但一個要有五次變化，而這兩個只需要四次。

得出的結論是只憑著簡約法，這些譜系樹可能只有一個是正確。要真正解決這一類問題，只有通過獲取更多數據。獲得的數據越多，就越有可能吻合真正的譜系樹。我想指出世上可能沒有足夠數據涵蓋地球的所有動物。換句話說，最終還是有懸而未決的東西。

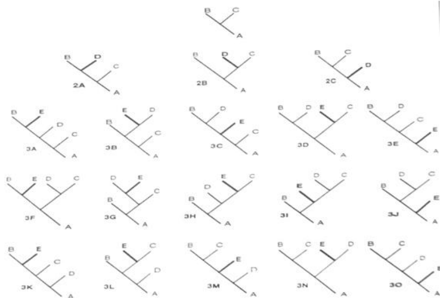
要有外群定出譜系樹的根，
而根的位置有重大影響：
看看B與D，A與C



根從哪裡來？這些都是無根的樹，決定祖傳狀態在那裡，大大影響譜系樹。對不起，翻譯時有點搞砸了。其實 A 是在這裡，然後是 D, B, C。選出這個作爲根，而不是那個，把 B 與 D 的關係改變爲 B 與 C 的關係；這是 B，這是 C，這是 B，

外群 outgroup 從何而來？如何決定根應該在那裡？要決定這問題，要有更大範圍的較大譜系樹。必須有一些其他類型的信息來指出外群可能是什麼。實際操作時，有時人們看到選出一個外群是否實際影響譜系樹的形狀。他們報告：「我們嘗試在譜系樹把這個那個作爲外群，得出這些結果。」

有了特徵矩陣，想找到最簡單的譜系樹。
一種方法是徹底搜索：以下是二至四個
終端分類群全部可能的二元樹拓撲結構。



有了特徵矩陣，想找到最簡單的譜系樹。一種方法是徹底搜索。有兩個終端分類群：B 和 C。選出 A 作爲祖傳條件，它不是現有物種。A 就是所謂「外群」，是與祖先的鏈接。只可能有一個譜系樹。如果有三個終端分類群，B 和 C 都可能是 D 的最近親；或是 B 和 C 作爲它們的最近親。

問題：如多於一些分類群，可能的有根樹數目龐大	
分類群數目	**可能的有根樹數目**
4	15
10	34,459,425
20	8,200,794,532,637.891,559,375
…	…
500	$1.0084917894 \times 10^{1280}$
幾年前運算九個月，評估了約 23,665,598,816 個有合理數目特徵的譜系樹。有方法可以繞過這問題，無需檢視全部可能的譜系樹。	

如果有四個終端分類群，天啊！忽然間有這麼多，令人困惑。如果有五百個終端分類群，就有 1 X 10^{1280} 個可能性。這是可能性的組合爆炸。在 2003，2004 年，超級電腦運算了九個月，理清合理特徵數目的所有可能譜系樹。如果有五百個物種以及合理的特徵數目，等待九個月都只能計算這些譜系樹的極少部份。最近似乎略有寸進，但進度不多。

有各種啓發式方法來繞過這問題。有辦法跳入樹的空間，得出局部近似，然後把事物分支。《紐約時報》上週在達爾文的生日報導，生物學家最近已能夠發布 11,000 種植物的譜系樹；這是由耶魯大學 Stephen Smith 和 Michael Donoghue 的研究小組完成；他們製作了超級譜系樹，利用這些近似技術來拼湊許多較小的樹。還有應用各種標準，多麼的好。順帶一提，Stephen 發現蕨類仍在迅速演化；真好啊。這裡面有許多其他東西。

因此，譜系樹不是現成的，需要去發現。譜系樹的帶信息特徵，是共有和衍生的特徵。因此，外表是騙人的。只是看來相似，就是資料不足。同一特徵矩陣可以製作很多譜系樹，應選擇最簡單

的，這意味著有最少變化，或是選擇最能擴大實際看到的事物的觀察機率，或是那些標準的一些組合。下一講利用這些方法，看看如何從中推斷歷史。

參考

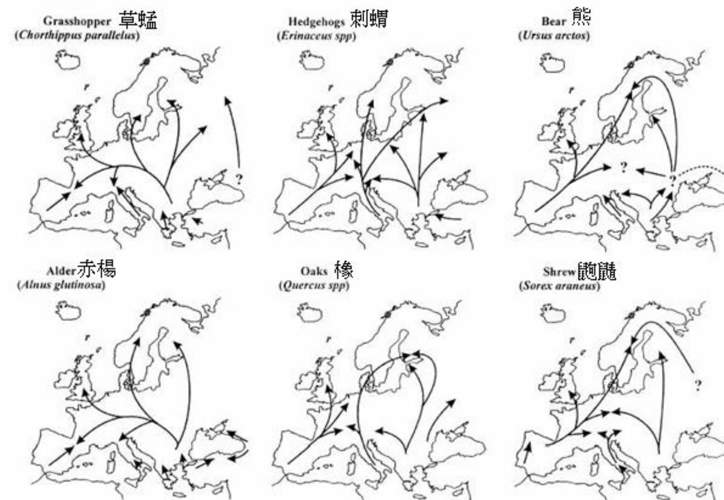
程延年：恐龍、鳥群與支序分類學

第十六講：比較式方法：樹形圖，地圖和性狀

今天繼續談論上幾講的譜系樹；這是宏演化基本概念三個入門講座的最後一講。第一講是關於物種形成，明白生命樹分支從何而來；第二講概覽如何建造譜系樹，看看整棵樹如何放在一起。這一講把樹放上地圖，或是把性狀放上樹，或者同時進行會發生什麼事。這基本上是現代意義的比較生物學。

講座首先利用譜系樹和地理歷史回看時間，然後把性狀映射到譜系樹，得出一些令人吃驚的結論；把性狀譜系樹放上地圖，看看這如何訴說加勒比群島上蜥蜴的演化生態。最後是比較生物學的重點：物種不是獨立樣本；因爲它們不是獨立樣本，要有特別方法來計量生物在生命樹演化的頻率。因而看看相關物種的種子在日照和陰暗處如何生長，以及如婚姻關係持久，是否應對配偶貞忠。

後冰川時期在歐洲的拓居路線：
一萬二千年前從西班牙，義大利和巴爾幹半島開始

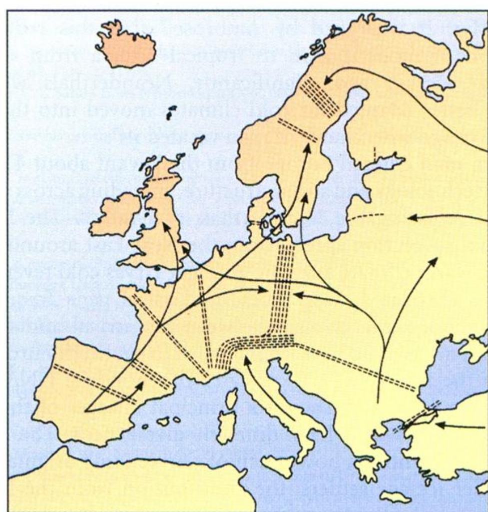


從 Godfrey Hewitt 的研究開始。這是冰川融化後在歐洲發生的事情。歐洲在最後一次冰期的情況。冰川從斯堪的納維亞半島伸延至德國北部和波蘭。英倫海峽沒有水，因爲大量水被大陸冰鞘鎖住，地球的海洋水面下降約一百米，當時有冰下凍土地帶由愛爾蘭一直延伸到法國，再通過俄羅斯去到西伯利亞。

這就是所謂「猛獁的腳步 Mammoth Step」：現在北歐可以找到的動物當時向南部撤退，遷進冰期避難所：一個在西班牙，一個在義大利，另一個在希臘和巴爾幹，以及小亞細亞。可以從圖上標示的不同生物採集線粒體 DNA，重建它們在那裡渡過冰河時代，以及如何回到北歐。

舉例來說，大部分北歐蝗蟲來自巴爾幹半島，在西班牙逗留的蝗蟲未能通過〔西班牙北部〕比利牛斯山脈。刺猬通過了比利牛斯山脈，傳遍法國，比利時和荷蘭，大約在這裡遇上從義大利北移的刺猬，也有一些來自巴爾幹半島。

有趣的是熊也活得不錯，走過了比利牛斯山脈，來到斯堪的納維亞半島，在瑞典北部遇到一些來自烏克蘭，從黑海北部出走的熊。



重複而平行的雜交帶（縫合帶）是後冰川期重新入侵的遺跡

這是歐洲一些知名的雜交帶位置圖，指出在斯堪的納維亞半島，中歐和阿爾卑斯山脈有重要的集中地；〔西班牙北部〕比利牛斯山脈和東歐巴爾幹半島也有集中地。這些縫合帶之形成，是因爲冰期避難所，後冰期擴張率和地理障礙。南部地區有更多細分。[130]

因此，利用線粒體 DNA 譜系是可以重組動植物在地球上遷移的歷史，了解爲何一些地方有雜交帶。事實上歐洲有一些雜交帶，經常見到雜交生物；它們存在是因爲種群回來後與一些在冰河期被隔離的種群雜交繁殖。

舉一個我相當熟悉的例子，十三年來我都去瑞士阿爾卑斯山脈東部，義大利邊界北部或是奧地利邊界南部，那裡幾乎每種開花植物都是雜交種。旅遊指南只是一團糟，太可怕了。非常困難確定你看到什麼。你看到大圖片就可以理解。對這樣的事情有興趣，可閱讀 Godfrey Hewitt 的好文章以及他引述的文獻，都是很好的資訊來源。

人類的情況又如何？以下的圖片展示一萬年前左右發生的事情。以下幾張圖片取材自 Cavalli Sforza, Paolo Menozzi 和 Alberto Piazza 的精美著作《人類基因的歷史和地理 *The History and Geography of Human Genes* (1994)》。基本上他們試圖把龐大的遺傳信息壓縮在地圖上；他們採取了數百個基因的基因頻率，利用統計分析把它們壓縮成幾個因素，然後把這些因素繪製在地圖。這本書有大量細節。如果注意力集中在特定區域，可以看到義大利巴勒莫有一個維京人基因的熱點，維京海盜以前曾佔領西西里島等等有趣的東西。

[130] 資料來源：Hewitt, G. 2000. 〈第四紀冰期的遺傳遺物〉The genetic legacy of the Quaternary ice ages. 《自然 Nature》405: 907-913.

可以看到的是基本上歐洲的人類人口分化，農耕民族從肥沃月彎（中東）向北方和西方浪潮式蔓延。這是在追趕著五、六千年前在中東地區開始的農業擴張，把凱爾特人趕走，被壓縮在愛爾蘭和英國，以及法國的布列塔尼，等等。

歐洲基因圖



（藍）Lapps（斯堪的納維亞半島原住民）

（棕）居於德國北部，斯堪的納維亞半島和英格蘭的德語人

（藍灰）法國，威爾斯和愛爾蘭的凱爾特語區

（綠）地中海中部

（橙）俄羅斯南部

註：農耕民族從中東向外擴散，希臘與土耳其基因互相滲透，從黑海和裡海區域向外擴散，波蘭和立陶宛有斯堪的納維亞半島的痕跡。

鳴謝 Luca Cavalli-Sforza 提出概念，

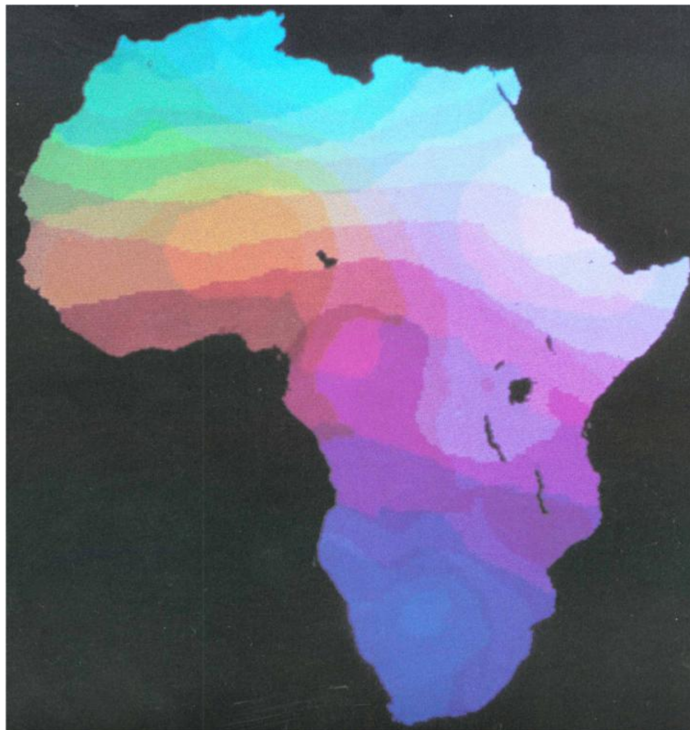
Paolo Menozzi 提供地圖。

看看非洲，高加索種北非人曾入侵非洲，沿著阿拉伯-尼羅河流域擴張。紅色部份是從喀麥隆擴張的班圖人。順帶一提，他們大約一千年前遷徙經過這裡，班圖人遷徙到東非是相對近期的事情。

如果一直有留意剛果的戰爭，以及胡圖族與圖西族之間的衝突，胡圖族是班圖人，圖西族是尼羅族人，可以看到尼羅族和班圖族在中非的大湖地區混合一起。這樣的地圖讓你多點兒理解發生的事情。

有一個橙色點遺跡，那是馬里以前的王國，在廷巴克圖附近。

非洲基因圖



（綠）高加索種北非人

（紅）非洲黑人

（藍）布須曼人和何騰托人（皆爲遊牧民族）

註：

班圖人從喀麥隆向外擴張。

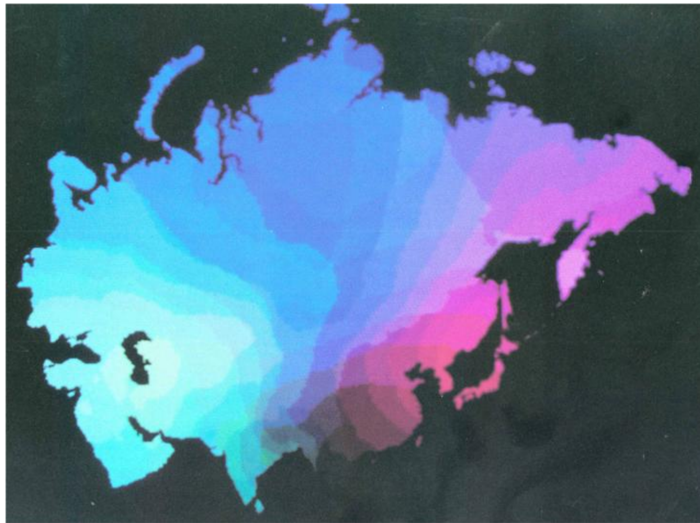
剛果東部，盧旺達，蒲隆地和烏干達保留部落的遺傳身份。

布須曼人和何騰托人被迫遷至非洲西南部。

阿拉伯–尼羅河流域民族深入撒哈拉以南非洲。

看看亞洲，游牧民族和農耕民族從中東，黑海和裡海周圍地區向外擴張，去到中亞；中國的農耕民族蔓延到南亞。東南亞有很有趣的人類多樣性的熱點，從印度一直到台灣，波利尼西亞人是從台灣出發，大約在五千年前；這已經由語言重建和線粒體 DNA 證實。這只是幾星期前的發現。

亞洲基因圖



（藍綠)中東農耕民族以及黑海和裡海區域的遊牧民族向外

（藍）西伯利亞草原民族被壓向中亞。

（紅)東亞農耕民族以及蒙古草原民族向外擴張。

（棕）東亞的印記。

註：農耕從裡海向外擴張，東南亞的遺傳多樣性。

人類在地球表面遷移的歷史，是寫在基因裡，在一定程度上可以重新發現。但這幾百年來有了飛機旅行和雜交育種，不能再做出這樣的研究。例如，我的兒子和從這裡來的女生發展關係。多幾代人是這樣，就不可能重構這地圖。

最近人類歷史的主題基本上是一些組群擴大，但犧牲了他人；這往往以科技爲主導，往往涉及農業。

Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

Jun 等人. 2008, 〈從遍佈基因體的變異模式推論全球人類關係 Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation〉《科學 Science》319: 1100-1104。研究〈人精基因體多樣性委員會〉五十一個人口群體的 928 位互無關係個體的六十五萬個常見單核苷酸多態性基因座。利用極高解像可以偵測個別人士的祖傳和人口群體子結構。單體型異合性和地理之間的關係，符合撒哈拉以南非洲單一源頭的接連奠基效應的假說。這數據集是人類基因變異當今最完整的定性。

單體型：一對雙倍染色體的任一單倍體上的標記線性組合。

單核苷酸多態性(SNP) ：在單一位置的 DNA 其兩股之間的差別。這差別要符合作爲 SNP，慣例要求次對偶基因頻率(MAF)是 0.01 或更大。

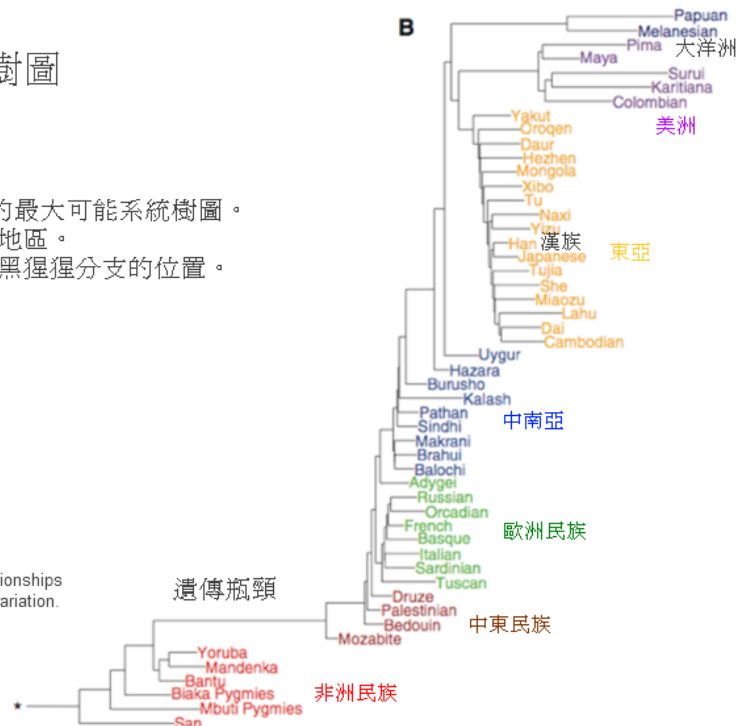
上圖已在第六講展示，再拿出來是指出和提醒可以如何利用譜系樹。現在可以取得人類基因體六十五萬個位置的單核苷酸多態性基因座信息；有一篇文章就這方面研究 51 個族群的 928 名互無關係的人士。上圖是這 928 位人士，下列的名字是 51 個族群；Y 軸是人類基因體的六十五萬不同位置，全都壓縮在一起，很難看到有任何區別。

可以看到有一定的遺傳特徵橫跨這一點；某些地理區域的某些種類基因體。利用分子系統學把這些基因體構建譜系樹，會看到現代人類譜系樹最古老部份集中在非洲。這是傳統的看法。這圖片可能在 1995 年繪畫，但這是 2008 年，十三年後；這譜系樹很大程度上證明了這圖畫。可以把這譜系樹映射在這地圖，得出類似的東西。

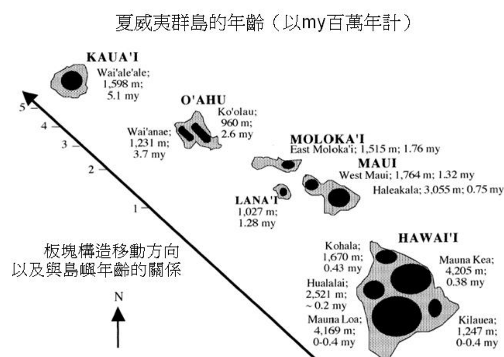
血統和人口系統樹圖

B圖是五十一個人口種群的最大可能系統樹圖。
分支的顏色代表各大洲和地區。
＊號是系統樹的根，也是黑猩猩分支的位置。

Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

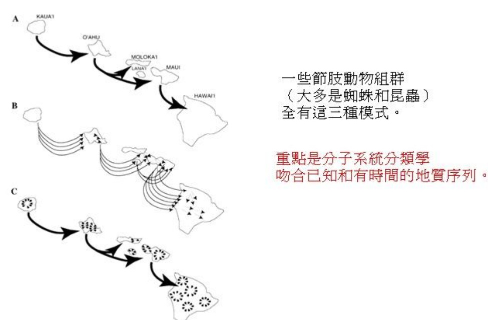


基本上看到我們走出非洲，在中東地區暫停，然後各組群走出了中東地區。一組進入歐洲，大約是四萬年前，這是圖中的綠色組群。其他組群向亞洲出發，蔓延到整個亞洲。這組群部份人在中國東部，日本和韓國定居，另一些人分散出去，有一部分（實際上是這分支較早期）通過巴布亞，新幾內亞，進入澳大利亞，另一部分去了美洲新世界。因此，可以利用譜系法得出相當的洞識，理解我們本身的歷史，以及其他植物和動物的歷史。



夏威夷群島是有趣的測試案例。概覽人類在全球範圍擴張，實際上很難得到他們到達某些地方的準確標記。考古學有一些資料，有時可以從骨骼取得化石 DNA。但夏威夷群島案例至少在五百萬年的規模內有非常精確的地質時期。

例如，我們知道 Kohala 山最古老的岩石有四十三萬年的歷史，而 Kohala 島最古老的岩石上有五百一十萬年的歷史，那是因爲這些島嶼是建構在一個熱點，由朝著箭頭方向的板塊承載。實際上可以知道這島嶼坐在這板塊上有多久。這很好，因爲可以把譜系樹放上地圖，感受到不同分支點的可能時間。

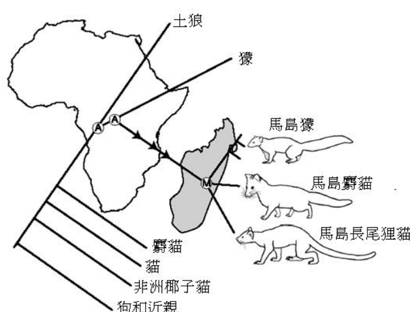


已經研究了多個組群，肯定現在有更多信息。這圖片大約是五年前的。在過去五百萬年，蜘蛛和一些其他節肢動物和一些昆蟲有三個方法在夏威夷形成物種。有趣的是可以看到它們都是從 Kauai 島跳到較年輕的島嶼。它們從較年老島嶼一直在跳，跳到較年輕的島嶼。

順帶一提，這些島嶼鏈一直伸延到西伯利亞，在三億五千萬年前，在與西伯利亞接壤處有一些島嶼，現在已沉沒有堪察加半島之下；西北方千多里之外有一些地方以前是露出水面的海島。這跳躍運動可能已經持續相當時間。事實上，我們認爲現在的一些生物是在二千或三千萬年前來到夏威夷，在 Kauai 島露出水面之前。這是古老的過程。

無論如何，在某些情況生物只是從一個島嶼去到另一個，然後每一次到了新島嶼它們就形成物種。在其他情況，有四、五個物種從 Kauai 來到 Oahu，有一些在 Oahu 定居和形成物種，其中四，五種去了 Maui Nui，許多在 Maui Nui 形成物種，再移居夏威夷大島；過程就是這樣進行。

另一過程是 Kauai 的許多物種其中一種移到 Oahu。Oahu 有很多物種，但只有一種是 Maui Nui 生物的祖先；Maui Nui 有很多物種，只有一種去了夏威夷大島；大島的五座火山各有物種複合種群，都是來自一個祖先。所有這些過程其實是可以看作是已寫在基因，而這基本上是由於核子或線粒體 DNA 的定序。



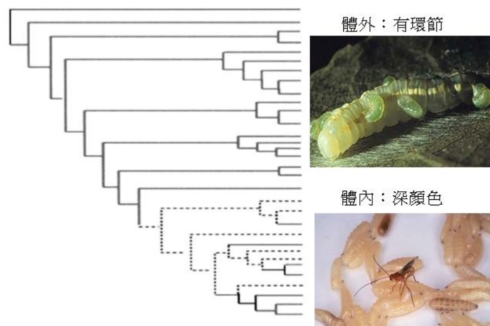
這還可以解答其他類型的問題。Anne Yoder 回答了以下的問題。她以前是耶魯大學的教師，現任 Duke 大學靈長類研究院院長。Anne 專門研究生活在馬達加斯加的哺乳動物。馬達加斯加有些看來像果子狸或獴（貓鼬）的生物在當地有輻射性分佈。問題是它們以前是各自來自非洲，還是在馬達加斯加形成物種？

Anne 重建了個動物組群的譜系，足以把譜系樹映射在這地圖，確定實際上這些動物其實都是獴的親戚，而獴是土狼（鬣狗）的近親，這些動物有一個果子狸姐妹群，也有一個貓姐妹群。它們是沿著箭頭黑線來到馬達加斯加。

馬達加斯加約在六千五百萬年脫離非洲，那一次板塊解體導致印度分裂，溜過了印度洋，撞上了亞洲，推高了高喜馬拉雅山。你可能奇怪這些東西如何跨越現在是二百多英里寬的海峽？

吉卜林的故事〈大象如何有了象鼻？〉：「灰綠綠，油膩膩的林波波河四周都是洋槐樹，」幼象看著流水，鱷魚一把抓住它的鼻子要拉出來，大象就是這樣有了象鼻。

灰綠綠，油膩膩的林波波河就在非洲東南部，與位於印度洋的馬達加斯加被莫桑比亞海峽隔離。在洪水期，林波波河滿是樹木和植被的浮排，順流而下：若是有大風暴，木排上的獴就可以橫渡海峽；獴可能來自來灰綠綠，油膩膩的林波波河。



以下討論幾個可以利用比較法研究譜系樹來解決的問題。第一個是譜系學的意外驚奇。寄生蜂可以是體外或體內寄生物。體外寄生蟲在幼蟲體外產卵，卵子孵化後的幼蜂在幼蟲體外爬動，從外面吃掉幼蟲。


[131]

姬蜂[132]

它們的親戚是體內寄生蟲。姬蜂是體外寄生蜂，有長長的產卵管，把卵子注入昆蟲的幼蟲。



以機械式思維來看，一直以爲寄生蜂飛來飛去產下卵子，會更容易啓動演化過程。但在這個特殊的輻射形分佈，過去的情況可能是體外寄生蜂才是祖先。但事實證明所有這些都是體內寄生物，而體外寄生蜂是從中演化而來，然後體外寄生蜂有另一次逆轉，得出一些體內寄生蜂。

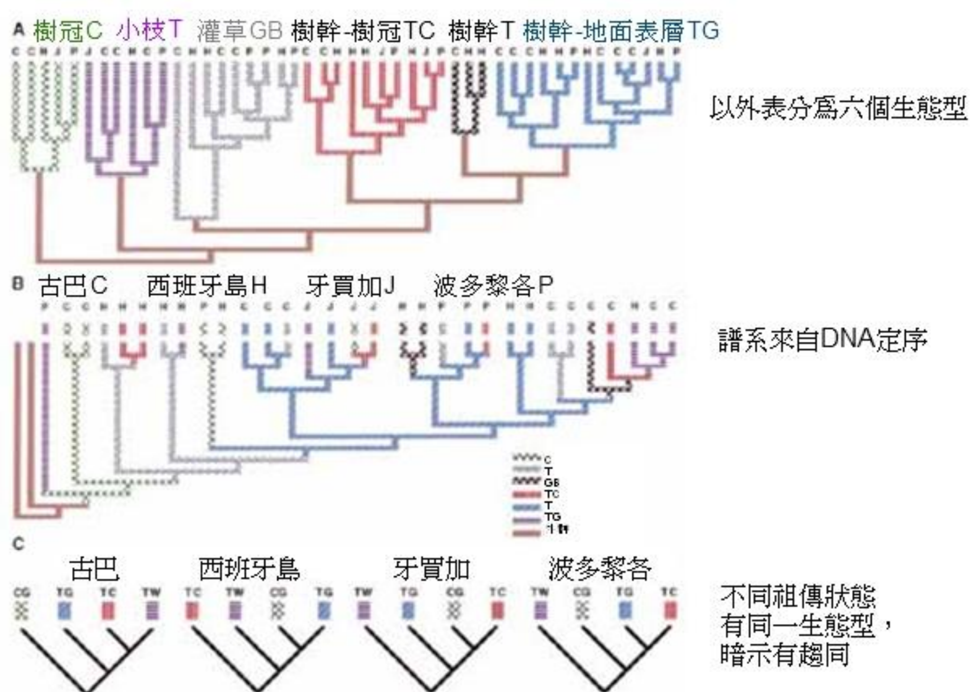
把這些性狀映射到確實可信的譜系樹，可以重建這樣重要性狀的歷史，這是不錯的洞察力。

以下討論綠變蜥蜴（安樂蜥蜴）。有一大幫科學家研究了五十年，他們目前集中在哈佛大學，也有幾位在西雅圖，聖路易斯和其他地方。他們研究綠變蜥蜴，因爲這動物形態突出，容易觀察，很快就得到不錯的樣本數量。科學家做出很多令人著迷的研究。綠變蜥蜴在加勒比島嶼在頗大範圍的輻射形分佈，形成所謂「生態型 ecomorph」。

[131] http://logicalpoint.files.wordpress.com/2010/09/braconid.jpeg
[132] http://www.uwyo.edu/dbmcd/popecol/marlects/Ichneumonid.jpg

這些生態型可用外表來分類；看看它們在那兒生活，有什麼類型的捕抓附肢，基本上是看看表現型和表現型的行爲；總計有六種生態型：樹冠-冠層、樹幹-樹冠、樹幹、灌草、小枝、樹幹-地面表層。[133]

一次又一次會發現這些形態。在加勒比地區許多島嶼都有它們的踪影。隆冬時要從美國東岸飛到加勒比海地區才可以收集更多樣本，真麻煩。但很多世代的研究生已經麻煩了二、三十年。



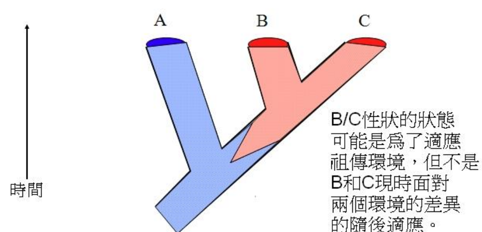
後來有了 DNA 定序，就可以研究它們的譜系。投影片複製得不是很好，很難看出不同的顏色模式。舉例來說，這是樹幹-樹冠 TC 的空間。在這裡有，這裡也有，這裡也有，這裡也有；一，二，三，四次，各自有四次。或者看看小枝。有一堆的小枝形式。

發生了什麼事？不同島嶼上的各種蜥蜴有各自獨立的演化和趨同這些不同生態型。如果以每個島嶼來分折，可以看到古巴的樹冠-樹幹 CT 形態是祖傳而來。在海地島，樹冠–冠層 CG 形態是祖傳而來。

這些推論是關於什麼首先到了這島嶼，什麼首先離開去了其他島嶼。會發覺無論有那一蜥蜴首先到了島嶼，所有其他的都會演化而來，而這些都是不同物種，體積不同，「屬」的層次也不同。

[133] http://www87.homepage.villanova.edu/todd.jackman/anolis/parallel.html

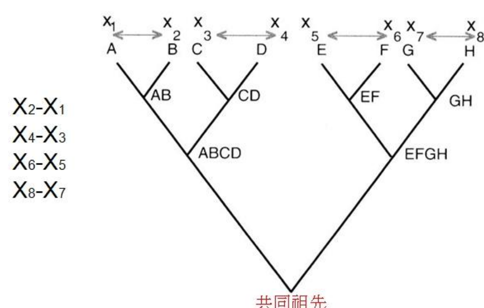
這是在加勒比地區真正重大的演化，一次又一次重複，無論是那一物種形成組群，一樣產生了相同的生態群落。這是出乎意料，人們認爲這不會發生。這意味著不同的祖傳狀態會得出相同的生態型，這意味著有趨同現象。



物種不是獨立樣本：B和C共有的性狀只發生了一次。

現在談談 Joe Felsenstein 的洞識。他的原始文獻是在 1985 年發表。這是 Joe 對譜系學許多貢獻之一。圖片可以看到 B 和 C 的祖先演化出來的紅色性狀。這意味著 B 和 C 共享一個性狀。然而以演化而論，它只是一次演化。

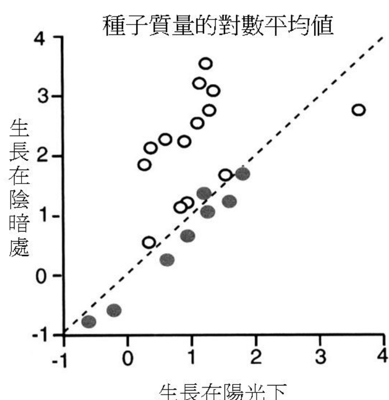
在這一點，紅色的頻率增加，原因可能是這性狀是適應性。紅色狀態的東西有適應度的優勢。因此，微演化在這一點推動它。然後大家都繼承了它，它不是適應 B 和 C 現在所處任何環境的差異。如果有機會看看現在的 B 和 C，會看到它們共有一些性狀，不會真的知道這性狀爲何會在那裡，直到得到非常非常大的樣本；因爲當你看到這性狀時，樣本量只有一個。



那麼要如何處理這個問題？Joe 提出「**獨立對比 independent contrast**」法。在這背景中，「對比」是性狀在一個物種的平均價值，與該性狀在另一物種的平均價值的差異。看看譜系樹的尖端，樹頂最接近的相關姊妹配對之間的差異會得出 X2-X1；X4-X3 等等。

這樣對比最重要是這樣。在譜系樹 AB 點之後所演化的差異，與在譜系樹 EF 點之後所演化的差異完全無關，已經拿出因爲有共同祖先的東西。在 AB, CD, EF, GH 發生的什麼事在生物學上是分開的，利用這方法也是在統計上是分開的。

因此，這是從譜系樹取得正確樣本量的方法。這是非常重要的統計數字，因爲如果樣本量錯誤，所有統計測試將是錯誤。因此，這對利用譜系樹進行統計的專家的心理健康是很重要。



生長在陰暗處的植物是否比在陽光下生長的植物生產較大的種子？

看看一些辦法。Peter Grubb 是英國生態學會的會長，劍橋大學的植物學家。他以圖表畫出生長在陰暗處和陽光下種子質量的對數值。他的問題是：生長在陰暗處的植物是否比在陽光下生長的植物生產較大的種子？他想要做譜系學對照的比較。

他收集了在一個屬或科的相關樹木的平均值（一個屬之內各物種的平均值或同一科之內各個屬的平均值），這些樹木有一些生長在露天，種子發芽需要陽

光，其他的生長在陰暗地方，種子在陰暗處也可以發芽和生存。上圖的小白圈是比較「科」之內的「屬」，小黑圈是比較「屬」之內的物種。

看到的情況基本上是這樣。生活在陰暗處的植物，比生活在太陽下的植物生產較大的種子，但這是「科」之內「屬」的比較，在「屬」之內的物種比較就看不到。如果比較「屬」之內的物種，需要陽光和需要遮蔭的種子差不多是完全一樣大小。但如果演化有更長時間，在譜系樹更遠的一端比較「科」之間的生物，讓對比變得可能，就開始看到它們偏離那條「一對一」斜線，耐陰暗（小白圈）的植物其種子較多偏離斜線，但不是全部。

這種方法採用比較的方法，不僅回答這類問題，而且還可以估計這要花多長時間。這需要很長時間來產生這種差別，因爲只是在譜系樹上較高層次才見到。


[134]


[135]

信天翁和它們的親屬又是如何？這些都是鸌形目。漂泊信天翁和海燕有完全不同的生命歷程。

漂泊信天翁的翼幅有 12 至 13 英尺，可能是最重的飛鳥，生活在南大洋中的島嶼。通常在 12 至 15 歲開始交配，一般是每隔一年左右有一個後代，生殖期大約是 30，40 年。它們是一夫一妻制，終生廝守。雛鳥有很精確的歸巢行爲。產蛋的地方一般在南大洋的群島。

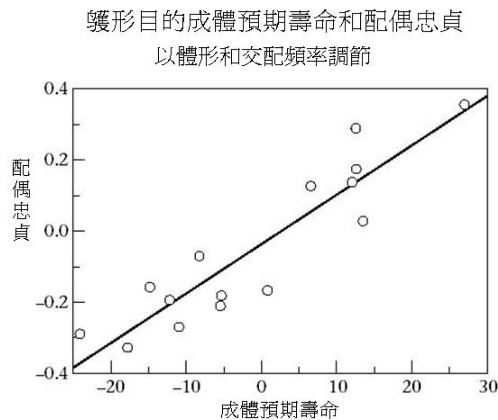
一些法國生物學家在一頭漂泊信天翁配上無線電項圈，跟蹤這位母親爲嬰兒找午餐，從南格魯吉亞島飛向北，飄向澳大利亞海岸，飛越印度洋和非洲東海岸，一個月後回到南喬治亞，嬰兒非常餓了，得到的午餐是一堆爛魷魚。這樣的大範圍覓食，意味著漂泊信天翁每兩年左右只能養育一個孩子，而嬰兒的生理要適應這樣的不規則餵養。

配偶忠貞

海燕體形小很多，它更接近岸邊覓食，對伴侶不貞忠。這些事情是相關的。如果只看這一「科」，可能提出問題：長壽是否促進対伴侶忠誠？基本論點是如生命短暫，不會有足夠時間熟悉特定伴侶，本身的行爲適應特定伴侶，以及如何與對方一起學習做好家長等等優勢。

---

[134] http://web.uct.ac.za/depts/stats/adu/image/sammiwa.jpg
[135] http://www.birdingtours.com.au/images/norfolk2.jpg



如果看看整個鸌形目，漂泊信天翁大概在上端，海燕大概在下端，兩者中間還有其他鸌形目的獨立物種，這些圈點是物種。圖片標示的是獨立對比。因此，這是整個組群成體預期壽命與整體平均值的偏差，這是配偶忠貞與整體平均值的偏差。

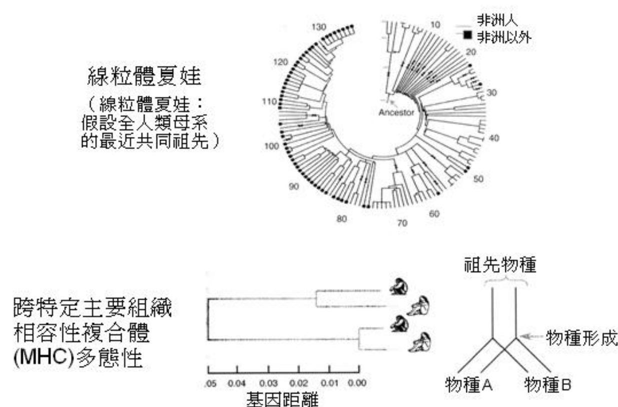
壽命較長的鸌形目對伴侶更忠實，生命較短暫的對伴侶較爲不忠實和轉換伴侶。頗爲有趣的是，長壽者生殖達三、四十年。它們可以有多次外遇，離婚，再婚。但它們不是這樣做，而是纏綿在一起。我們不是很充份理解這方面的功能性原因。

圖片的配偶忠貞有負值，這是統計的事情。以統計比例方法計算配偶忠貞，得出整體的平均值，然後看看這物種偏離平均值有多少？如這是低於平均值，得出負數；如這是高於平均值，得出正數。

線粒體夏娃

我想提一個分子系統學的問題，看看各位能否真正組合各講座的一些信息。這要求你組合譜系學和基因漂變。這些數字來自 Becky Cann/Allan Wilson 二十年前的文獻，是關於人類線粒體演化。

討論：如何得知線粒體夏娃曾活在不少於一萬人的種群？



圖表說明所有人類線粒體似乎是來自一個祖先，在譜系樹尖端是她的所有近親，現在都生活在非洲。譜系樹 20 之後才有非洲以外的成員；沿著譜系樹走遠，現在大部分都不是非洲人。

因此，從上圖得出的第一項推斷：人類線粒體表明我們來自非洲。從單核苷酸多態性得知這是有紮實證據的事情，在核基因也可以見得到。但這背後的推論頗爲有趣。推論認爲約二十二萬年前

有一女人生活在非洲，地球全部人類的線粒體都是承傳自她，這位女士被命名爲「**線粒體夏娃 Mitochondrial Eve**」；這是第一項觀察。

第二項觀察來自德國的免疫生物學小組，是有關我們的主要組織相容性複合體(MHC)基因中的多態性有多久遠？這些事情已經被「天擇」，可能是與疾病共同演化時通過與頻率相關的選擇。

這項觀察假設從基因複製中得出兩個 MHC 基因，每基因有多態性現象，使得每個基因的位點有不同的對偶基因。這些對偶基因與什麼最密切相關？

原來人類的對偶基因 1 與黑猩猩的對偶基因 1 最密切相關，人類的對偶基因 2 與黑猩猩的對偶基因 2 最密切相關。換句話說，這些對偶基因的近親不是在這個物種，而是在另一物種。這樣的事情會發生的唯一途徑，是多態性起源是先於物種形成，起源於祖先物種，而多態性從祖先物種進入物種 1（黑猩猩）和物種 2（人類）。

現在有了推論：（一）認爲所有線粒體全源自一個人；（二）有證據證明有跨特定多態性。能否解釋這兩項觀察是彼此一致。

如種群認真小規模，會有基因漂變。如種群只有夏娃，就無法維持**跨特定多態性** trans-specific polymorphism。研究人員做模擬，找出在五百萬年間，什麼平均種群規模能夠維持在我們的 MHC 複合體中見到的跨特定多態性；換句話說：我們與黑猩猩的共有基因數量，在這些基因中我們的對偶基因與黑猩猩的對偶基因，比與其他的人類對偶基因更爲密切相關？

答案：最小規模大概是一萬。換言之，有很好的基因信息告知我們在過去五百萬年間，自從我們與黑猩猩有共同祖先之後，人口的最小規模大約是一萬。有了這些資料，你是否驚訝我們全球所有女性的線粒體可以追溯到二十二萬年前生活在非洲東部的一位女性？如果你不感到驚訝，我想知道理由。

夏娃可能有特別優勢的線粒體，然後，這被選擇和固定，然後一切都追溯到她。這也可以在更大規模的人口中做到，漂變也可以做到；但事情久遠，我們無從知道是天擇或漂變造就了這位女士的優勢。

順便說一下，利用 Y 染色體也做了同樣的研究。Y 染色體是無性傳承，而 Y 染色體的估計也是大約二十萬年前，也同樣是在東非洲。線粒體和 Y 染色體同樣集中到一個共同祖先，大約在同一年代，這事實可能說明漂變比天擇是較好的解釋。

細想一下，任何這種過程，只要追溯的時間夠久遠，終會集中於單一共同祖先。下一個論點是有關這些往事發生時間的爭論，而有關確定年代的爭議是關乎我們與黑猩猩分離有多久遠。因爲這是我們的基線，以估計人類分支的演化，分子演化是如何迅速。當你把這個標準應用於這項估計的可信限度，嘿，這大概是從去年到一百萬年。

因此，這信心限度很糟糕。不過，對於這位女性是在非洲的觀點是非常穩固；現在已經由核基因證實，這是較早前提到的單核苷酸多態性。

我想讓你知道：我們不應驚訝特定的線粒體或特定的染色體會在某一時間點集中，看起來它們是存在於一個個體。這只是分支流程的工作方式，之前已重複發生，之後也會是這樣。因此，它可以追溯到一個人並不是奇怪。

我想提出的另一點，是如果對比不同類型的歷史證據，經常會看到需要解決的難題，從中可以得到啓示。這案例告知我們一些有關人口規模的難題，但提及的資料不多。

從線粒體追溯到一個祖先，這過程不是完全與種群規模無關；在大規模種群比小規模種群所需時間更長，但這沒有給出估計種群要有多大的規模。即使有強烈的選擇，要維持跨特定多態性的種群規模必須多於一萬人；做電腦模擬可以做得到。

這些是某一分支的遺傳歷史的不同形式啓示，而這段歷史對我們來說是意義重大。我們可以仔細檢視譜系樹得到啓示。討論題圖片是譜系樹的兩種形式。



《紐約時報》科學版在達爾文誕辰，2 月 12 日的封面[136]。科學版用譜系樹覆蓋了達爾文的臉，樹上有數千個物種。版面的設計是把物種全納入一頁的篇幅。

總結我們探索宏演化這部分。這些分子方法使我們能夠重建地理運動以及譜系學。從刺猬由西班牙和巴爾幹北上，從人類遷離非洲，我們看到宏演化，我們在很多事物看到宏演化。

我們看到我們自己在各大洲遷移，留下基因痕跡。有不精確的地圖指出遺傳地理和語言地理互有關連。從義大利南部到羅馬，希臘人的基因追隨著希臘人的姓氏，然後停止，諸如此類的事情。即使在過去二，三千年，還可以看到姓氏和基因是以類似方式傳承下來。

我們可以利用這些方法來確定哪些性狀狀態是祖先特徵，哪些是衍生的。寄生蜂案例，無論是體外或體內寄生蟲，特別有趣的是這改變了基本生物學的既有意見。Joe Felsenstein 制定的獨立對比方法，可以對照共同的祖傳，可以揭示在譜系樹分支後兩個或兩個以上性狀的相關變化。因此，這是相當有效的方法，用於探討行爲生態學，演化生態學和動物行爲學的假設。

下一講開始談論生命史的關鍵事件。

[136] http://graphics8.nytimes.com/images/2009/02/09/science/10darwin-190.jpg

第十七講：演化大事記

宏演化原則有三講：物種形成，如何建立譜系樹，以及譜系樹有什麼用途。這三講以不同方式來看生命史。今天的第一講是生命史的抽象概念，視之爲生命組織的一系列重大轉變，以及信息是如何傳播。

講座談論生命是什麼，我們以爲生命是如何起源，細胞和真核細胞的起源，以及其他一些重要事件，然後總結演化中重大轉變事件所涉及的原則。

生命

生命基本上是任何有繁殖，遺傳變異和新陳代謝這些屬性的生物。因此，生命不一定以碳或矽或任何其他物質爲基礎；它具有以上抽象的屬性。新陳代謝的意思是關於熱力學。

生物利用**新陳代謝** metabolism 從環境取得的免費能源，用於維護一個部分封閉的內置系統（例如人體）；這是爲了維持系統的有序狀態，維護來自演化和發育的信息。生物這些作爲是在**熵梯度** entropy gradient 的背景：吃能源，排出熵；下一次沖廁時，想一想所有排放到系統的熵。新陳代謝就是這樣。（熱力學的**熵**測量在動力學方面不能做功的能量總數。）

嘗試在實驗室做實驗，觀察核糖核酸(RNA)分子的演化，或嘗試在電腦的矽片實驗中尋找結構的來源;這是人爲的系統,會變得很複雜。利用 RNA 是提供新陳代謝,把三磷酸腺苷(ATP)和酶 enzyme 放入試管，在人工合成生命的程序中，這些在電腦中演化的東西實際上是從已插電的電纜取得能量。

沒有任何人爲干預，任何有繁殖，變異和遺傳的系統（天擇發揮作用的基礎）都可以有新陳代謝，然後開始發育，有了生命。

問題是要弄清楚這一切怎麼開始？第一次重大轉變，是從非生物世界過渡到有生命的世界；生命的起源。要做到這一點，必須有繁殖，變異，遺傳和代謝。越來越多提出的答案：很可能是先有代謝，而遺傳和繁殖隨後；可能一開始已經有變異。

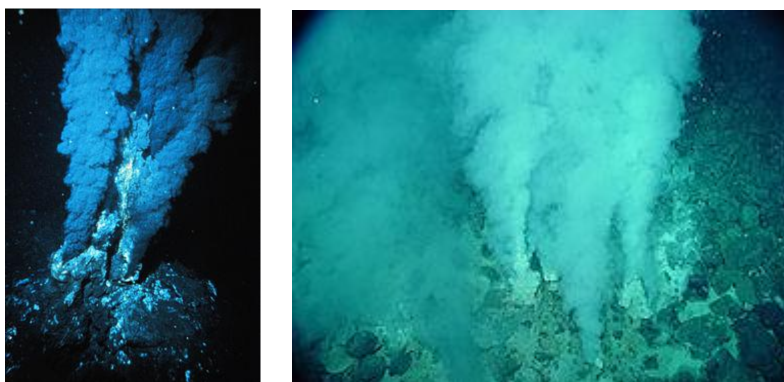
生命之源

以下談論的一些事情在化學上是相當瑣碎，一些在邏輯上是不平凡，涉及**悖論** paradoxes。這些事情確實發生了，現在可以越來越詳盡把事情分解爲步驟，但依然不甚了解重要的事情。

混沌初始的環境，現在推算大爆炸大約在一百三十五億年前。幾年前推算是在兩百億年前。我們所知道的宇宙，比十年前知道的還要年輕。在恆星上，氫氣合成細胞核的所有元素，一些新星和超新星創造了比鐵重的東西；很多這些東西是人體內酶的重要輔助因子。如果沒有這些在巨大星球爆炸時煮熟的東西，生命不可以發揮實際的生化功能。

太陽系基本上是由回收的恆星物料形成，約在五十至四十五億年前，當時小行星猛烈轟炸內行星[137]。地球表層不可能有什麼生命，因爲溫度太高，地球表層實際上是有毒的廢墟，熔岩沸騰，溫度和 pH 値都是極高。初始的大氣層被轟掉。月亮形成可能是因爲小行星衝擊地球，炸掉了一大塊。

在這一刻，地球旋轉非常迅速，日轉期短。地球是由一團物質壓縮而形成，爲系統帶來角動量。所以地球初始時的自轉速度高於目前。



深海的熱液噴口（圖片取自維基百科）

在地球形成後約一百億年，大氣層減少，氣溫下降，液態水可以存在地球表層。生命可能起源於帶正電的礦物表層，現在看來這很可能是在深海的熱液噴口。

因此出現了炙熱的高壓酸圍繞著帶正電的礦物表層。在這接觸面有很多化學能。不是很確定，但這似乎這環境可使得某些化學反應發揮作用，在其他地方不會這樣。

建造生命需要材料：要有線性脂質製造膜和隔離區；要有氨基酸製造蛋白質；要有嘌呤和嘧啶製造核苷酸；要有糖和磷酸鹽把這些東西聯繫在一起。所以有「生命起源」的研究分支，專門研究得出這些製造材料的化學條件。

有了這些製造材料和製造過程，需要有東西讓這可以複製。有了繁殖，繁殖成功的變化和某些傳承，那麼天擇就會接手。如果有一些原始的基因分子，它可以打造成 RNA 或 DNA 結構。如果有一些只有簡單細胞膜的原始細胞，天擇就可以打造成爲選擇性的過濾器；過濾器是細胞毛孔，讓某些東西進出，等等。

開始時只需要相當簡單的物料，天擇就會很快改進這些東西，但開始時至少要有這些簡單東西。這是一經啓動，自動操作。首先複製器要運作正常，之後天擇會接手建立複雜度和精確度，使之成爲複雜系統。

[137] 譯註：內行星：太陽系中地球軌道內側的行星。Asteroid 和 planetoid 很多中譯都是「小行星」。Asteroids 另一英語說法是"minor planets"，因爲構造的物質與行星 planet 相同，只是體積少得多。Planetoid 是大體積的 asteroid。

生命的合成材料

原始湯：Miller-Urey 1953 年的實驗			
胺基酸 amino acid	$CH_4/N_2/NH_4Cl$ (1:1:0.5 MIL.)	$CO/N_2/H_2$ (1:1:3)	$CO_2/H_2/N_2$ (1:3:1)
甘胺酸 glycine	100	100	100
丙氨酸 alanine	180	2.4	0.87
纈氨酸 valine	4.4	0.005	<0.001
白胺酸 leucine	2.6	--	--
異白胺酸 isoleucine	1.1	--	--
脯胺酸 proline	0.3	--	--
天冬胺酸 aspartic	7.7	0.09	0.14
谷胺酸 glutamic	1.7	0.01	<0.001
絲胺酸 serine	1.1	0.15	0.24
蘇胺酸 threonine	0.2	--	--
資料來源：Miller, 1987.			

要有什麼基本材料？芝加哥大學研究生 Stanley Miller 連同 Harold Urey 有一些非常有趣的實驗；他基本上是把甲烷，氮，氨，氯化銨，一氧化碳，氮，氫和各種混合物放進容器，然後讓電火花通過，發現很容易形成氨基酸。

便說一下，他的博士論文大部份不是關於執行這實驗，而是事後的化學分析，說服大家這其實是他的實驗結果。在 1953 年，這是不容易做到；當時沒有美麗的氣相色譜儀和諸如此類的東西來做標識。

這基本結構利用比較小和簡單的分子來做一些東西，這些分子可能在三十五至四十億年前存在地球表層的大氣或水中。導入一些電荷作爲能源，或是加熱諸如此類，很容易得出氨基酸。

我十五歲時在高中迷上了這項實驗，希望重做。我炸毀了化學實驗室和製造了這些東西可以生產的有毒氰化物氣體；整座大樓要疏散，兩百名學生早課時坐在草坪上，非常令人滿意。

關於非生物合成的問題有一點點矛盾。有些東西得容易得出。很容易有了氨基酸，脂肪酸，醣類和嘌呤。有些東西很難得到：嘧啶核苷酸；核糖不是那麼容易。這是線性長鏈的脂肪酸，製造薄膜時真正有用，不是那麼容易得到。在同一合成環境得到這些東西並不容易。必須想像是也許在不同微環境有不同的化學反應，彼此以某種方式混合。

一旦有了基本材料，遇上的不是化學合成問題，而是抽象的邏輯問題。這就是誤差門檻。通過天擇保留的信息量，是受限於複製的保真度。這是說如果有非常高的突變率，就會摧毀所有積累的信息，沒有足夠的信息傳給下一代使其能夠有效積累資料做出更好的東西。這就是誤差門檻。複製沒有高保真度，突變就會殺死複製的東西。

有一個小型基因體，大到足以做一些事情，一般比大型基因體有較高的突變率。小型基因體是足夠的小，基因體內任何部份有突變的機率是相當小。大型基因體極可能有一堆突變。因此，基因體的大小和可容忍的突變數量是互有關係。

德國人 Manfred Eigen 因爲他的生物化學研究得到了諾貝爾獎，他思考生命的起源，說：「有關的突變率是〔非酶複製〕。我們要複製分子，而在起初時是沒有任何酵素。」酶（即酵素）是生命系統製造的，我們沒有酶。想像回到這情況：沒有酶，但要複製。

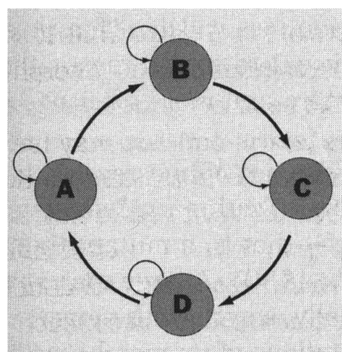
他計算之下，發現最大的基因體大小約爲 100 個核苷酸。因此，如要複製類似 DNA 或類似 RNA 的分子，以非酶複製的突變率只能得到約有 30 個氨基酸的基因體。

對酶來說，這是非常非常小，不可能得到酶。要得出較大的東西，複製必須更準確；爲了要更準確，就需要酶，需要有轉譯機制把基因體變成酶，基因體要有酶才可以準確複製。

這即是需要多於一百個核苷酸，大概要一千至一萬個核苷酸才可以建造任何現在知道可以做到這事情的東西。沒有大型基因體，就得不到酶；沒有酶，就得不到大型基因體。這是自相矛盾。何去何從？

Eigen 試圖找出辦法，他稱之爲「**超循環** hypercycles」。「超」這個字令人想到幾乎是半形而上學的東西。不是那麼複雜。

超循環



超循環是否一堆由輸出—輸入連結的小型基因體？這是否解決辦法？A, B, C 和 D 是複製器。各自的複製率是前一個複製器的遞增濃縮功能。因此，B 的複製率是 A 的遞增濃縮功能。整個超循環如此類推。

超循環是這樣的。圖中的小圈圈是化學反應，在 B 的小循環中，B 製造的一些東西可以製造更多 B，這指出 B 實際上能夠製造更多的本身，這化學反應可以製造更多的本身。

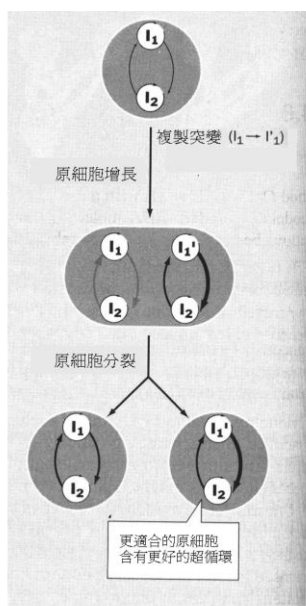
有很多這樣的化學反應。通常，化學反應會輸出產品，加上一些開始時的其他東西。大黑箭頭指出 B 的一些產品實際上是 C 的前體。C 需要利用 B 的一些產品來製造更多的本身，然後向 Đ 輸出一些 D 需要的產品，讓 D 製造更多的本身；D 向 A 輸出一些產品，如此類推。

超循環就是循環中有循環。任何一個這些東西可以複製的數量，是隨著任何其他東西提供的產出而增加。這即是說如 B 能夠從 A 多拿一些就可以多製造 B，C 能夠從 B 多拿一些就可以多製造 C。

這意味著爲了發揮功能，這些元素必須爲**受質**（**底物**）substrate 而合作，不能爲受質而競爭，必須取其所需然後輸出一些。如這些產出得到完善和變得成熟，也許到了取得像 DNA 信息分子的地步，那麼它必須競爭以排除其他類似系統。

想像三十五億年前，在炙熱的熱噴口表層有許多不同的這些東西，許多極度渺小、微型、內置的化學反應系統有極大變異。如這一經啓動就自動製造生命，就必須被隔離在一個封閉的隔離區，並開始與其他類似系統競爭，因爲只有這樣天擇才發揮作用。

這種事情有一個問題。它只是快樂的坐在炙熱的熱噴口，從周邊環境取得化學能。它是開放的系統。一個自私的突變可能入侵和摧毀它。誰都可以走進來，例如一個 C 的版本，從 B 拿到材料製造更多 C，但沒有向 D 輸出任何產品。這基本上是自私的行為：只是拿走，沒有回饋。



解決辦法：非常細小的隔離區隔離和複製利他的突變，在隔離區內維持合作，與其他隔離區增加競爭。隔離區從何而來？

在這樣的系統，利他的突變不會蔓延；「利他 altruistic」的意思是拿起一些和放下足夠的。如這是開放系統，不是在環境中隔離，超循環任何步驟可被化學品替代方案入侵，破壞超循環。

這些東西是一個模型，不是說實際是這樣發生，而是說明在有基因編碼之前，一小撮合作的分子會如何演化。如分子變得夠複雜，彼此將開始互相競爭，然後在複雜性的某一點，它們可能發明基因和佔競爭優勢，因為能夠傳輸當時有什麼發生的信息，肯定讓它他們在競爭中佔上風。

這可以解決 Eigen 的悖論，因為每一個都有小型基因體，但總計之下它們加起來的信息等於一個大型基因體。所以，如果有辦法穩定這些小型的相互競爭系統，使他們有內部合作但彼此之間有競爭，就可以得到生命。

解決突變入侵這問題的一個辦法，是把它們隔離，實際上是在質膜內把化學反應系統隔離，成為內置組群。

是否有一些共鳴的東西？Will 是政治學家，他的興趣是研究組群彼此合作和競爭時的互動。這些基本思想在經濟學和政治學實際上有共鳴，在演化生物學也有，就在生命起源。

為了讓整個過程持續，基本上是要隔離這些超循環其中一個，讓它成長，有一些分工，一些傳承，然後有一個突變改善其中一個後裔；這就形成一個較好的超循環，在競爭中勝出。

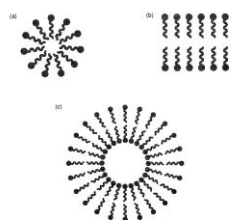
一旦過程持續，就要在隔離區內保持合作，增加隔離區之間的競爭，天擇才可以發揮作用，開始生產初期的原始細胞。這不是那麼容易。必須有隔離區，而隔離區有一些問題。

有了隔離區才可以把合作者保留在裡面，把寄生蟲和反叛者擋在外面。這樣的事情強化「因」與「果」的關聯，意思是彼此合作，把產品輸往超循環另一成員，這保留在系統內的「果」轉回來幫助。如系統是開放，就不能保證「果」會轉回來幫助。因此不能保證互惠。但如循環被隔離，就會有互惠，因為循環受保護，免受外部干擾。

這就是說，循環的所有元素對隔離區的成功有共同的利益，都是同坐一條船。如通過合作它們做得更好，它們提高與外部其他類似東西的競爭。

不知道長鏈脂肪酸的來源，只好憑空想像。希臘喜劇中有機關把神送上舞台，祂賜給我們長鏈脂肪酸，因此我們有了長鏈脂肪酸，還是一個特殊類型：一端親水，一端怕水。若是製造這些東西，放入水中，得出水溶液。

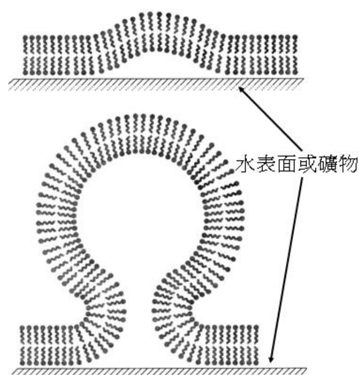
Spontaneous Assembly



自發組合 spontaneous assembly

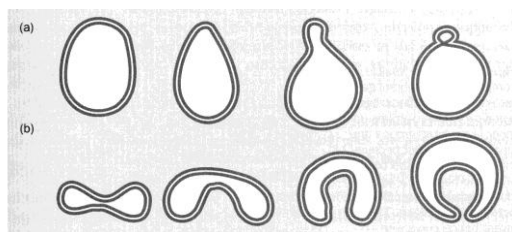
這些東西或是微胞 micelles，或是原始的小球體，有時是線性的東西，實際上開始看來像生物膜。脂肪尾巴收藏在內而相互關聯，而親水部分突出，與那些帶電的水分子相互關連。

表層的斷裂作用得出半細胞



製造這些混合物，放上表層，可以是水面或礦物表面，自然發生所謂**斷裂作用** abstriction，形成小突點。

以上談論的東西是隨手可得的，意思是不必有任何天擇就可以得出這些化學結構。一旦有了這些東西，就會自發做出這些事情。這是可愛的小球體，開始在表層膨脹起來；如果脹得夠大就可以分裂。



自發分裂 spontaneous division

它們會成長，因爲有布朗運動[138]Brownian motion，它們開始四處脈衝。這些小球體是脂質雙層膜，長大到一定大小就會分裂。因此，實際上是無需天擇來安排細胞隔離區的初期複製事件。這可能是在物理和化學上自然而然發生的事情，這自發和持續的部分的是自然而然的。

使到這些東西變得高效，好用，準確，複雜，這是另一個故事，要經歷許多演化。最初非常簡單的一步可能是自然而然：內有超循環的雙分子類脂膜，也許每一隔離區有一個，然後分裂。

要讓這東西成長，就要放入超循環，可以製造更多膜的組成部分，這東西才會成長。或許這實際上是一些早期半細胞或原始細胞製造脂質雙層膜材料時的化學反應。

但是，問題是如何讓所需的不同基本材料穿透膜壁，這就是膜運輸的問題。一方面要有膜，要隔離化學反應，讓它們合作，不受寄生事物干擾。但是，一旦隔離了，東西要穿透膜來回就成為問

[138] 布朗運動：連續快速而不規則的隨機移動。詳見台灣大學物理系學生習作。

題。在生命起源時，必然有一段時期演化出膜的性能，而這發生在一個尚未完全與環境割切，正在複製中的實體。

一個可能的解決方案是半細胞，就像在水或礦物的表層做一個環，邊界並不完全封閉，東西可以穿透環的邊緣往來。這解決了問題。部分開放，在一定程度上可控制進出，可能幫助這些早期半細胞調整。

要看較爲近期的文章，在〈科學網〉可找到 Rasmussen et al.,〈非生物過渡至生物 *Transitions from Nonliving to Living Matter*〉《科學 *Science*》303:963, 13 Feb 2004；較新的文章幾乎肯定有引述這一篇，一直引述到 1953 年的 Miller-Urey 實驗。

人們越來越有興趣研究如何在實驗室合成簡單的生命形式，也有人想看看能否好好理解生命起源，使我們能夠製造另類形式的生命，讓我們可以製造自我複製和自我修復的納米機器。

以下的報導大概是在 2010 年之前：

利用酵母菌遺傳工程系統合成基因體

科學家最近發現一種更爲有效率的方式來合成基因體。根據美國國家科學院期刊（*Proceedings of the National Academy of Sciences*）最新一期的研究報導指出，科學家可以在一天內人工合成基因體。

這種人工合成基因體的技術由位於馬里蘭的 J. Craig Venter Institute 所發展，此技術之開發，乃是著眼於未來新一代生物燃料以及生物醫藥之新技術的開發。Venter Institute 認爲合成生物學（synthetic biology）可望爲人類疾病及地球溫室效應提供一種解決方案。

去年 J. Craig Venter Institute 成功地合成複製出一簡單細菌之 DNA。他們的研究團隊起初使用大腸桿菌 *E. coli* 爲此一合成基因體之工廠，然而他們發現需要極爲煩瑣的步驟方能合成所需之 DNA，並且發現利用大腸桿菌合成大的 DNA 片段是極爲困難的工作。於是，研究團隊開始嘗試以麵包酵母菌（*Saccharomyces cerevisiae*）爲建構合成基因體的「遺傳工廠」。他們運用一種稱爲同質重組（homologous recombination）的技術，可以經由單一步驟合成基因體。其中，同質重組是細胞自然狀況下用於修補染色體上缺陷的一種生化機制。

研究團隊將許多小片段、末端含重複序列的 DNA 送入酵母菌體內，運用酵母菌之同質重組的機制將這些小片段 DNA 重組，在單一步驟內完成合成基因體（synthetic genome）的建構。這項研究的領導作者 Daniel Gibson 提到：「我們再度爲麵包酵母菌的遺傳能力所震懾；它可以同時容納如此多的 DNA 片段並將之組合成爲基因體層次的大分子 DNA 。酵母菌的這種能力與容量，將有利於近一步探索、加速合成基因體學的進展與應用。」這篇報導的資深作者 Clyde Hutchison 補充說道：「我爲我們研究團隊的在合成大分子 DNA 的進展感到自豪。我們

仍在繼續觀察我們能將此一酵母菌合成平台的極限擴展至何處，然而我們的研究團隊十分努力地持續開發技術，已加速我們在合成染色體領域之研發。」

J. Craig Venter Institute 科學家們的下一個目標，是以一種細菌 *Mycoplasma genitalium* 的合成基因體序列為基礎，以建構活體細菌細胞。*Mycoplasma genitalium* 是一種病原菌，此菌會造成若干以性行為為傳染途徑的疾病。這種微生物的特點是它的基因體極小，僅由 580 個基因所組成（而人類的基因體約含兩萬多個基因）。

研究團隊目前已經可以在實驗室中合成此微生物之染色體，他們將之稱為 *Mycoplasma laboratorium*。目前，研究團隊正致力於開發出能將此一染色體轉殖入活體細胞的技術，若此外來染色體能控制細胞的遺傳機制，則此一技術有可能有效地製造出新的生物形式。

資料來源：台灣國科會國際科技合作簡訊網

參考：美科學家成功合成細菌 DNA "人造生命"呼之欲出（2010 年 5 月 22 日報導）

J. Craig Venter Institute 新聞稿（節譯）2010 年 5 月 29 日

首個自我複製的人工合成細菌細胞

J. Craig Venter Institute 公告已成功建造首個自我複製的人工合成細菌細胞。研究人員以人工合成黴漿菌 *Mycoplasma mycoides* 基因體的一百萬個鹼基對染色體。這合成細胞命名為 *Mycoplasma mycoides* JCVI-syn1.0，證明原則上基因體可以利用電腦設計，在實驗室化學製成，移殖到接收的細胞以產生自我複製的新細胞，只是由合成的基因體控制。

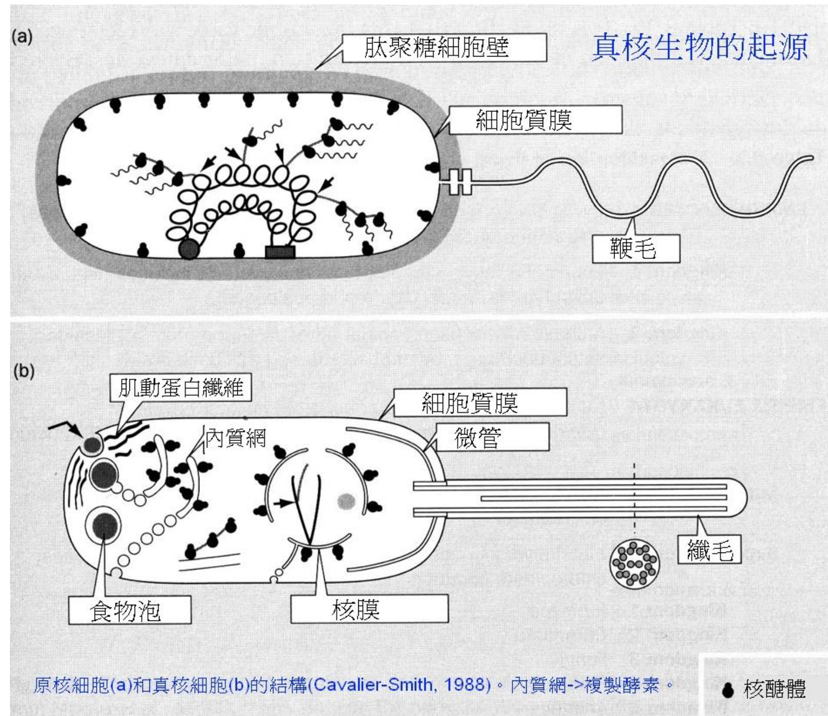
麻省理工學院的 Drew Endy 每年舉辦國際比賽，年輕有為的分子遺傳學家和微生物學家聚首一堂，試圖製造生物機器。彼此競爭要做出最複雜和最先進的小小生物機器。麻省理工學院資助來自世界各地的參賽者。每年的國際競爭，參賽隊伍來自北京，巴黎；耶魯也可以參加，各自擺弄自己的生物機器，規模全都是在病毒和細菌的比例。

出於這種創造性的發揮，我們可以學到很多東西，然後反過來應用在現實的生命起源，而不是令人討厭的後現代納米機器。我認為這些好玩的研究很有前途。

原核／真核過渡

輕搖雙手，奇蹟出現；這是生命演化的後期。我們現在要討論**原核** prokaryotic／**真核** eukaryotic 過渡。而原核／真核過渡被認為是重大轉變，因為它包含傳輸信息的重大變化。

生命演化的每一重大轉變，或是基因信息傳播的方式有變，或是實際上在演化的選擇單位有變，或是兩者皆有。



原核細胞(a)和真核細胞(b)的結構(Cavalier-Smith, 1988)。內質網->複製酵素。

圖 a 的原核生物過渡至圖 b 的真核生物，是怎麼回事？這就像從細胞壁附有單一圓形染色體的生物，如細菌，過渡至細胞核內有染色體的生物；細胞核往往有多個染色體，以及細胞質有多個細胞器，以及很多不存在於原核生物的細胞結構。

從組織中心長出**肌動蛋白纖維** actin filament，是用在減數分裂和有絲分裂。與組織中心相關的是一個小圓形染色體，這實際上被認爲是說明原先是獨立的細菌，而這些肌動蛋白絲與一種**細菌鞭毛** bacterial flagellum 是演化同源。

必須有**液泡** vacuole，**內質網** endoplasmic reticulum 等等東西。所有真核生物如果有**纖毛** cilium，纖毛都有典型的 9+2 結構，這被認爲是由多個細菌前體構成等等。有了隔離區，有了細胞器，就有了不同方法來隔離和傳播基因信息。

原核生物有堅硬的細胞壁，細胞壁附著圓形染色體；重要的是已轉錄的 mRNA 是直接轉譯的。可以看到 mRNA 從 DNA 螺旋走出來，可以看到小**核醣體** ribosome 在生產蛋白質；在以下的部份，內質網有著同樣的過程，不是直接，而是間接。

真核生物有內部**細胞骨架** cytoskeleton。有很多微環境提供機會在細胞質內創造內置的生產。**核套膜** nuclear envelope 內有幾個線性染色體；轉錄和轉譯是分開的，還有細胞器。真核生物有減數分裂。所以是有準確和有組織的方式在每一代生產不同的基因的後代。

從原核生物變成真核生物，要先去掉細胞壁。這是難題，因爲細菌的細胞壁是保護它避免因爲滲透壓力膨脹而像氣球爆裂。因此，細菌要有堅硬的細胞壁來自我保護免致水可以湧入。要去掉細胞壁，需要有細胞骨架在內裡穩定細胞。在這過渡形態，細胞骨架的確是非常重要的形態發明。

這觀點如何關連在細菌中也發現細胞骨架元素這事實？細菌也有細胞骨架元素。

前體要有細胞骨架元素。沒有這些，沒有過渡。如果過渡沒有細胞骨架元素，會爆炸毀滅。因此，不奇怪細菌有細胞骨架成分。

記住這是三億年之後。細菌之內有很多東西可能發生。這是有趣的系統，看看能否可以真的做演化的實驗。

如細菌有正常細胞壁這說法是正確，應該可以做實驗選擇它們，去掉細胞壁，但可能需要很長時間。爲了做到這一點，細胞骨架可能要非常精確的方式組織本身的纖維，只要有這些可能是爲了一些其他原因而使用的東西。

一些細胞骨架實際上參與細胞壁的合成。這說明它已存在很長一段時間。實際上演化就是這樣進行：它爲了一個目的發明一些東西，然後用於另一些目的。

這情景現在有了各種支持的信息，因爲細菌很可能已經演化了很長時間，爲了另一目的使用細胞骨架。但是，有了細胞骨架，細胞有能力使用它來防止在去掉細胞壁時會爆炸。但細菌確實擺脫了細胞壁，成爲真核生物。

要把 DNA 放進細胞核，這不再是個單一環狀染色體，就有可能無需附貼在細胞壁，會更容易製造多個染色體。在製造較大基因體方面，這是很大的優勢，因爲可以在多個點同時開始複製，而不是依靠單一環形染色體。這意味著基因體的大小不會真的有上限。如果可以同時複製一百個小染色體，複製步驟會非常快。因此，染色體的起源是一個問題。在遺傳物質是如何組織的意義上來說，這實際上是重大的轉變。

一方面這有複製的優勢。多個小件頭同時進行比多個大件頭順序進行可以更快地複製。因此，較大的染色體是有代價的。最好有適中的染色體。如果要有兩個或多個基因互動，以產生生物或是在產品中均衡表達具有一定比例的生化反應系統，那麼連接有參與的基因會確保所有的後代都有以上這些，這是製造較大染色體的好處。如果這是唯一發生的事情，基因體有凝集的傾向。但這好處有代價。我肯定還有其他一些，我肯定各位可以想出一些。

製造染色體和同步調控它們的複製，這是排除了基因的競爭。因爲把基因放進染色體，兩者是同坐一條船，不可能再有一個基因的複製率快於其他基因的情況，有快有慢會導致生物化學失衡和發育失衡。兩者參與同一過程，這過程就是複製它們身在其中的染色體。尤其是參與複製的基因，若是它們爲了複製而合作，這是重要的考慮因素。

如原始細胞內有在不同染色體的基因所控制的很多反應，如這些染色體不是在有絲分裂和減數分裂中平均分裂，那麼有可能所有這些反應系統會失去平衡。所以如果能把沒有關聯的基因與需要一定比例的產品掛鉤，然後把它們放在同一染色體和規範它們，在這一點是比競爭對手有很大的優勢。對不起，短話長說了。請參看講義。

在真核生物中有其他的事情，因爲有了之前是獨立細菌的共生細胞器：線粒體，葉綠體，以及可能有紡錘體。看看在線粒體中的葉綠體，留意到葉綠體基因體(120-200K 鹼基對 bp)較大於線粒體基因體(16-19K 鹼基對 bp)，而線粒體基因已轉移到細胞核內。

線粒體是獨立的紫色細菌，可以序列並根據紫色細菌基因體的大小估算有多少已轉移到真核細胞核，我們可以看到很多已轉移到真核細胞核。要做到這一點，原因之一主要是效率。若是把這些基因放入細胞核，這只是維持它們的兩個副本，而不是在存活於細胞的線粒體組群的數千個副本。另一個原因是解決衝突。基本上這是減少線粒體過程存在不同變種的機會。

如果利用核基因體內的基本元素構建線粒體，從某種意義上說就是可以控制它們，讓它們看起來都是一樣的，而不是突變和可能選擇創造會摧毀新陳代謝作用的失控線粒體癌症。

爲何不把所有基因放進核基因體？有幾個理由。其一是真核生物、線粒體、核基因體和葉綠體的基因編碼實際上是不同。因此，線粒體必須保留 tRNA 和核醣體 RNA 基因（轉譯機器），至少要保留這些。

這解釋了線粒體，但沒有解釋葉綠體。葉綠體看來是保留更多基因，因爲它必須把大分子通過更多膜層。所有葉綠體周圍有兩層膜，葉綠體膜的世界紀錄是四層。因此，大分子很難穿過，所以如要製成葉綠體功能，就必須是內置製造。葉綠體基因體比線粒體基因體保留更多基因，這可能是原因之一。

我們是否認爲細胞器是原先會吃掉它們那些東西的奴隸？彼此的關係是否像是農民和牲畜，是否像是珊瑚收割幫助製造碳酸鹽骨架的甲藻？

有一些證據。可以看看被插入細胞器膜的連接蛋白質是在那裡製造。這是在核心被編碼，看來似乎是從寄主蛋白質演化而來。因此，看起來寄主曾有操控步驟，實際上連接到共生細胞器，這是證據。

也有認爲它們可能是互利共生的，其中之一是桿菌，排泄出氫氣和二氧化碳。這句話沒有提到基本上這可能是真核細胞核古代祖先的食物。因此，它們其實可能是互利共生。因此，有奴隸的假設，也有互利共生的假設，並沒有塵埃落定。

爲何植物要有兩個，而不是一個？看看植物的祖先，就可以看到紫色非硫細菌和藍藻（這些都是線粒體和葉綠體的祖先）都可以同時做到兩種功能：光合作用和呼吸作用。

然而，紫細菌在有氧氣時不能進行光合作用，而藍藻利用同一機制來發揮兩種功能，因此這意味著寄主細胞無法單獨控制光合作用和呼吸作用；其中一個要脫鉤。因此，在進入細胞時，似乎線粒體去掉光合作用，葉綠體去掉呼吸作用。我不會全部詳述，你可以細心閱讀。



A dinoflagellate, *Ceratium hirundinella*

葉綠體膜的世界紀錄是四層，這發生在一種甲藻。是怎麼回事？有東西吃了一點藍藻，製造的葉綠體有藍藻的外膜和吃掉藍藻那細胞的外膜，在周圍包裹著，所以有了兩層。然後再發生兩次。所以這世界紀錄是在飛燕角甲藻。

原來被吃掉以製造甲藻的東西已經分解，所以不同食家吃了不同的葉綠體，最終造成甲藻。在這個意義上說，甲藻看來可能是複系群。

值得利用谷歌圖片搜索原生生物的多樣性，稍爲了解一下。世上還有更多比我們能想像的事物。

這不是原生生物學的課程，但這些單細胞生物有很多有趣的演化生物學經歷。甲藻很酷的，有點兒像小藻細胞坐在複雜的玻璃盒子內。

生命起源之後

有一些其他的重要事件：基因編碼的起源；多細胞的起源；生殖細胞和體細胞的起源；群居生物的起源；語言的起源。這是大題目，這些步驟每一個有多個非常重要的事情在進行，過程也有一定相似性。以下總結幾項涉及的原則。

發生的事情之一，是選擇有了新的層面，複製有了新的層面；階層有了發展。從超循環到相互競爭的原細胞組群，並最終造成了原核生物。

然後有共生事件，實際上是有兩個或三個基因體的真核細胞已經進行選擇。然後在過程中，基因物質當然也在通過本身重組而形成染色體。然後就有了多細胞；多細胞的基因可能是幾乎相同，共同成長，它們有了分工。

發生的事情就像是俄羅斯娃娃，層次結構的數量增加。有了新的上層，功能就有機會專業化和分工。在多細胞生物，這種分工稱爲「細胞層和器官系統的起源」，使到一些細胞製造大腦，一些製造心臟，一些負責呼吸，一些負責排泄。這是多細胞的分工。

在群居昆蟲的群落，女王專門負責生殖，不同的社群階級做不同的事。一些清理群落的垃圾，一些餵養女王，一些出外覓食。可以比喻爲人類社會，有職能專業化和分工。

信息傳輸系統也有變化。從原核生物過渡至真核生物，不僅核基因體必須安排信息傳輸，細胞質基因體也要安排。然後有減數分裂的演化，以及有了有性生殖；這是傳播信息方式的巨大變化。

在性別起源之後，信息傳遞最具影響力的變化是語言和文化的起源，讓信息傳播一代傳一代；這與 DNA 無關，讓這過程在兩個層次以不同方向發展。

往往在形成這更高複製層次的過程中，有多個較低層次的單位聯合起來製造一個較高層次的單位，彼此需要合作以恰當做到這一點，但它們可能被自私的突變入侵，變得不穩定，因此有衝突的問題。這種衝突有時是通過爲合作而選擇所穩定下來。

當染色體的基因聚集，或是化學反應形成原始細胞，我多次提到「它們同坐一條船」或是「它們分享共同利益」。

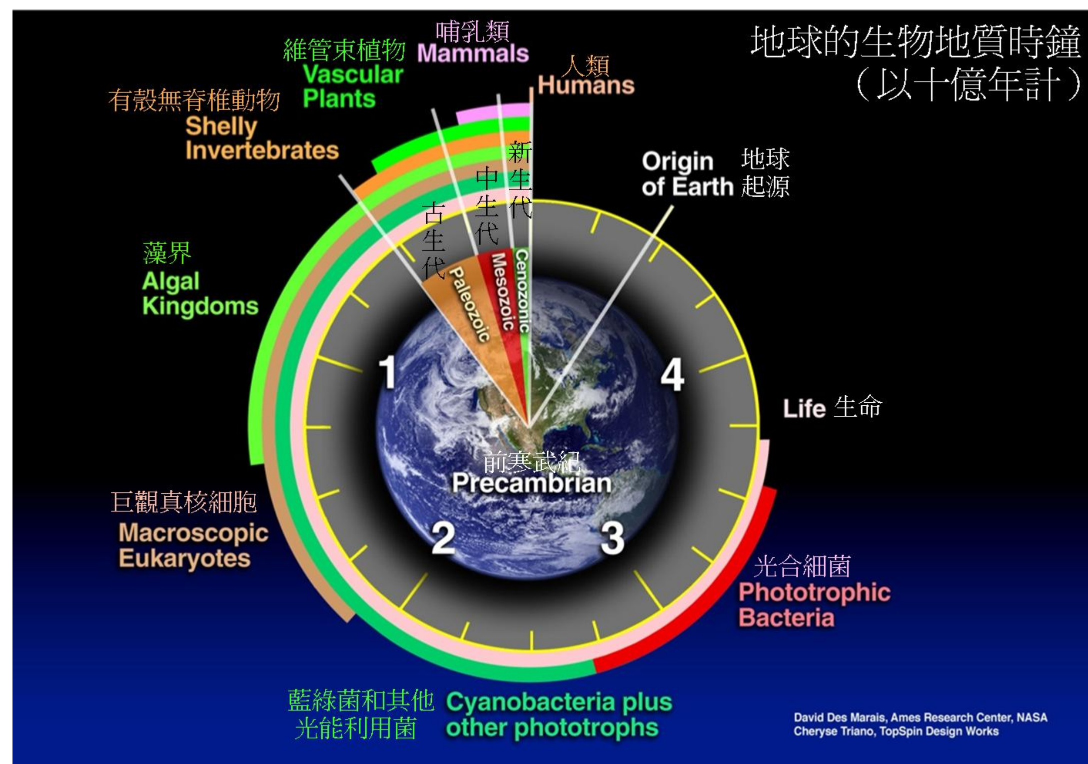
這都是解決衝突的原則，因爲在緊密空間組織的系統，本身的福祉直接取決於與系統其他成員的合作，而本身系統是與一些外部系統競爭，本身系統的表現實際上是本身合作的直接功能，然後在系統內爲了融合而有強大的選擇。有認爲在演化階層中，較高層次發端時有重大事件，就是這種事情。

上述是演化的一些關鍵事件，以相當抽象的方式來看生命史。下一講討論地質大劇院的重大事件。喜歡在美國國慶日放煙火和隕石衝擊，會喜歡下一講。

第十八講：地質劇院大事記

今天討論地質劇院的一些大事。有三種方法看待生命史，這是第二種。第一種方法是相當抽象，是關乎重大轉變和重組遺傳信息、天擇的單位等等。這是上一講。今天談談生命如何塑造地球，地球如何塑造生命。這一講快速走過四十五億年的進程。下一講談論化石記錄的重大教訓。

有很多方法試圖建立讓大家感受**地質時間（深邃時間）**deep time 的圖表，不是那麼容易。我曾在幼兒園授課，帶著一班幼兒每次後退一千萬年；我們後退了六步，遇上了恐龍。



有很多很多表達的方法，這圖片很不錯，顯示地球的存在有多少時間是有生命的；原核生物的故事約佔多少，換言之地球生命有一半左右的時間只有原核生物；複雜的多細胞生物又佔多少。當然，這樣的比例只是簡單地顯示午夜前的一刻。這是看待生命史的一種方式。對宏演化有興趣，思考和學習地質時間是非常重要；如對地質有興趣，這也是重要。

太古初始

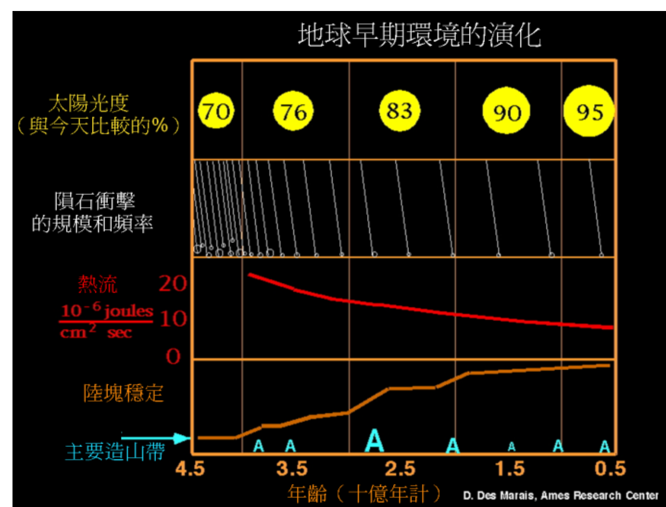
初始時，大氣逐漸減少，氧氣的來源是光合細菌。大氣逐漸減少，需要大量補充；一旦光合細菌（除了光合，有一些是化學合成）開始產生大量氧氣，地球表面有大量東西的質量需要氧化才可以有任何活性氧。這需要很長一段時間。

直到地球大概是現有年齡約一半，大氣中的氧氣濃度不足 0.4%。在這個氧氣濃度，人類一分鐘內就死掉。有證據表明大氣中有活性氧存在的年代，基本上就是地球有鐵礦的年代。

因此出現了可溶於水的氧化亞鐵，漂浮在大海中；當大氣中的氧氣含量夠高，氧化亞鐵氧化成爲氧化鐵，從溶液中掉了出來，成爲鐵礦。這大概在二十三億年前。

其他各種元素的過程持續。十七億年前氧氣濃度較高，有了銅。活性氧在大氣中形成臭氧層，擋住了紫外線和降低突變率，可能僅僅是因爲有了臭氧層，所以基因突變率顯著下降，才可以孕育大型和長壽的生物。

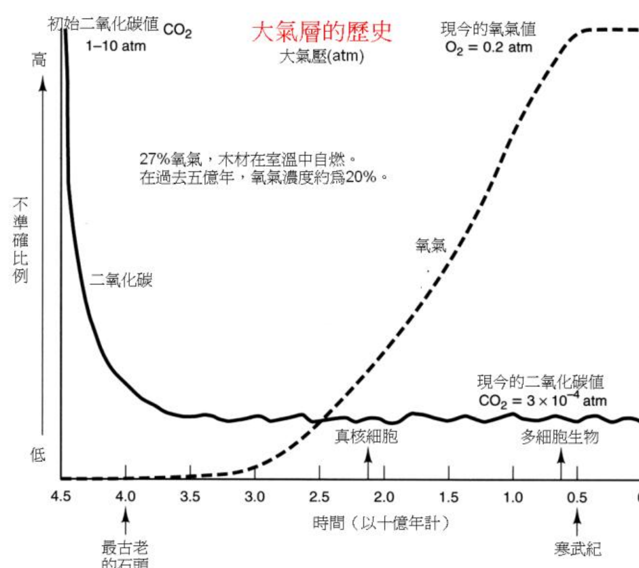
大氣有了氧氣，可以得出硝酸鹽。硝酸鹽氮是含氧的氮。沒有活性氧，就沒有氮肥，而這是藻類的重要營養，在三十億年的時間，有一系列的重要化學〔作用〕持續，開始設置我們熟悉的環境。



有多種方式來看待這一點。左圖來自 Ames 研究中心的 Don Desmirais。他是天體生物學家，專門研究其他行星上的生命問題，也製作了其他行星的類似圖表。在我們的早期環境中，太陽的熱度只是現在約 70%，大約五億年面前已高達 95%。

早期的地球環境是隕石轟擊。因爲隕石轟擊是如此激烈，四周是沸騰的熔岩湖；若是遙望夜空，每天晚上會看到很多，很多大隕石。這最終逐漸減少。

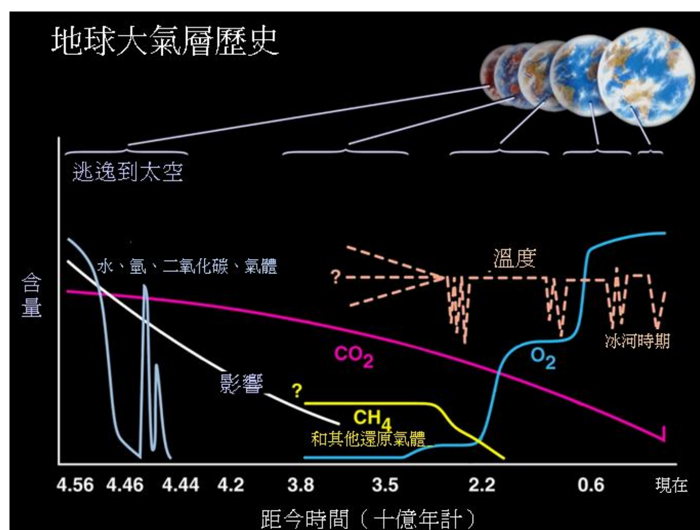
從形成地球核心的熔岩流出的熱力逐漸降溫和穩定。雖然不斷有輻射投入，但熔掉整個地球的原來熱量逐漸散發。地球輻射的熱流逐漸穩定。約在十八至二十億年前形成大陸，陸塊穩定下來，這些主要造山帶是大塊頭的陸地升起造成山脈。大陸板塊碰撞形成山脈至今依然持續，只是大陸地殼穩定下來已經需要二億年。



看看大氣層的歷史。我們目前擔心：碳稅，全球變暖，人類活動對大氣中二氧化碳濃度的影響。但在太初時期，二氧化碳的水平要高得多。大氣層的二氧化碳甚至高於 100%，因爲當時的密度較高，後來吹走了。二氧化碳已下降約三倍至 10^{-4} 大氣壓。這實際上是小成份。

氧氣增多，可能在五至六億年前已達到現有水平。有趣的是如稍爲增多一些，這房間就會自燃。在現時

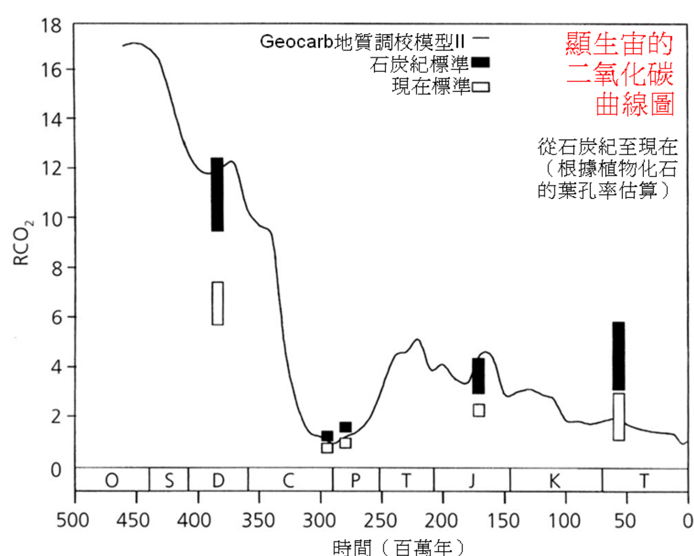
的大氣壓，木材可在 27%氧氣中自燃。



上圖是看待這過程的另一方法。在開始時，有許多東西逃逸到太空：水、氫、二氧化碳、許多氣體。又有隕石轟擊。二氧化碳曲線走向下，氧氣曲線走向上；有證據顯示後者是逐級增加。

溫度。我們真的不準確知道三十五億年前的溫度，但可以相當肯定在生命起源的前後，地球表面的水是液體，所以設置了 100 攝氏度的上限。在相當長的時期，溫度有多個有升有降的周期，而且出現了一些重大的冰河時期。

如何得知這一切？一個方法是看看植物化石葉子的氣孔率；植物經歷演化然後有了葉子，大概是三億年之前。這已經校準。如大氣中的碳較少，植物的葉子必須有更多氣孔，嘴巴大了餵食才可以更有效率。如大氣中的碳較多，葉孔較少或是較小。這可以劃出曲線圖和估計。



看來似乎從奧陶系(O)一直到二疊系(P)大氣中的二氧化碳大量減少，然後重新注入，一直至三疊紀(T)，然後逐漸下降到目前的水平。稍後談論當二疊紀生物滅絕事件時，記住這二氧化碳含量突然下降事件。地球以往比現在更像是溫室。

大氣中原有的二氧化碳去了那裡？

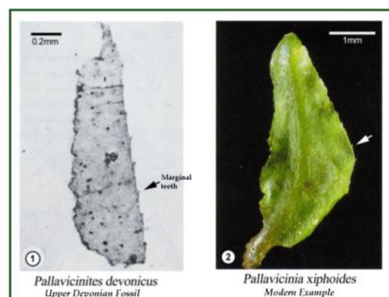
碳匯	十億噸	%
沉積岩的石灰石	40,000,000	79.92709%
沉積岩的有機碳	10,000,000	19.98177%
海洋中的碳酸離子	37,000	0.07393%
化石燃料	4,200	0.00839%
沉積岩和土壤中的有機碳	1,600	0.00320%
海洋中的碳離子	1,300	0.00260%
海洋中已溶解的二氧化碳	740	0.00148%
活生生物量	760	0.00152%
大氣中的甲烷	10	0.00002%

仔細看看，地球的碳餘額是極爲取決於岩石發生什麼事；碳進出岩石的循環只要有小許地質變化：碳是否因爲板塊進程而減少，會大大影響大氣中的碳成份，尤甚於燃燒化石燃料或地球的覆蓋林木，後者是圖表的「**活生生物量** living biomass」。這些過程有緩慢，有快速。

生命建構地球



如看看生命如何建構地球，其中很重要的事情是生命製造土壤。地球要有複雜的植物，才可以有土壤；土壤是由植物精心設計和創建的東西。首先在土地上出現的可能是苔綱植物[139]。



第一個〔植物〕化石是石松，這發生在約四至五百萬年前。[140]



有些土壤化石有根在內，這些根指出真正樹木第一次出現在約三百五十至四百萬年前。以地球的年齡來說，這是相對較新近的。[141] 現代土壤有許多分層，也有石炭紀植物

[139] 圖片 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/06/Haeckel_Hepaticae.jpg
[140] http://www.ohio.edu/plantbio/vislab/moss/dunn1.html

的種子作為證據。這大概在三億年前，地球的大多數煤礦在這刻打下基礎。

沿著紐約以西的 80 號州際公路，跨越新澤西州來到賓夕法尼亞州，在特拉華河谷仰望，會看到從塔科尼克山脈沖刷下來的河流。

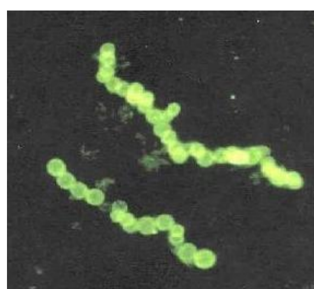


特拉華河谷 Delaware Water Gap[142]

河谷非常整齊，保存了五億年前沿河而下的東西，跡象顯示有很少土壤。河谷基本上是在造土過程之前或初期形成，盤古大陸約在五億五千萬至六億年前形成，也形成了河谷的山脈；當時導致的塔科尼克造山運動，在康涅狄格州和紐約州的邊界堆高了一系列山脈，有喜馬拉雅山那麼高，但沒有任何森林；因為根本沒有植物穩定土壤，侵蝕率非常高。可以看到特拉華河谷從山脈沖刷下來的東西全洗掉了。如果在五億年後回來，喜馬拉雅山也將侵蝕不見，但會帶來沖刷而下的土壤。



在過去真的設置了地球，而且以後會繼續這樣做的是古細菌和真細菌，在碳循環中發揮巨大作用，生產和氧化甲烷，把二氧化碳固定下來。在氮循環中，細菌把大氣中的氮固定為氨；把氨氧化變成硝酸，把硝酸除去氮成為氨。這種生物化學是一如其他，是基本的東西。地球上所有蛋白質中的氮主要源自細菌的過程。就是這樣從非生物世界進入生命世界。



硫細菌[143]是非常古老，演化的環境中生命系統能量大部分來為是來像硫磺這些東西，不是陽光；硫化氫經氧化成為硫酸，硫酸減少成為硫化氫。鐵細菌把鐵質轉化為鐵離子，影響著錳和銅礦的退化。

現在，海洋底部山脊的許多地點有這樣的擴散，或是有熱流把海水穿透海洋地殼，海洋地殼下還有細菌，生活在從地殼滲噴的化學熱

---

141 http://www.geo.arizona.edu/palynology/geos462/32soils.html

142 http://www.flickr.com/photos/nicholas_t/55350882/ (Creative Commons 創意共享條款）

143 http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/oceancolor/additional/science-focus/images/sulphide_bacteria_crop.jpg

湯，產生化學反應，往往留下金屬礦床；太平洋海底滿佈錳核，有人打算開採深度五公里的礦床。

深入地球地殼，會發現生物圈延伸到我們腳下數公里；在這深度，細菌依然活躍在土壤中。它們積極建構我們生活的環境，和提供很多我們只是認爲理所當然的服務；坦白說，直至最近百年我們才略有所聞。

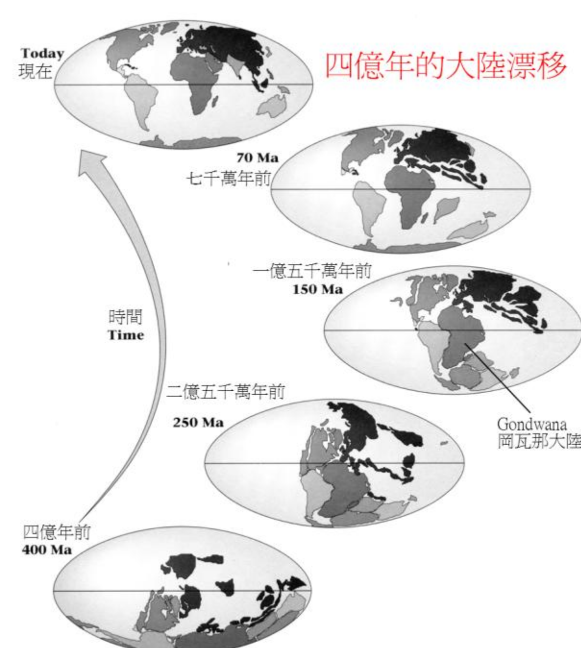
這些都是地球生命如何被修改的各方面。地球是如何修改生命？這課程至少有三，四大篇幅的章節。其一是通過大陸漂移，另一是冰河時期；大規模滅絕，以及地方災難。大陸漂移和大規模物種滅絕的規模都超出億萬年的尺度。

冰河時期有兩個尺度。地球史上有相對較冷的時期，基本上已經至少有三次十分寒冷的時期。但在那些較長的寒冷時期，冰川多次進退。北美洲冰期長達二百五十萬年，冰川進退約十五次。

地方性災難取決於特定類型。這些災難發生在不同時間尺度。所有這一切是說明地球過去的配置，不管是地方性或各大洲，或是地球的溫度，或者期望能否在安全的環境生活，有時是與目前所見的非常不同。

要了解演化，重要的不僅是培養對「地質時間」的認識，還要培養對「不同時間」的認識；有時地質時間真的很不同。這是以下講課的要點。

大陸漂移

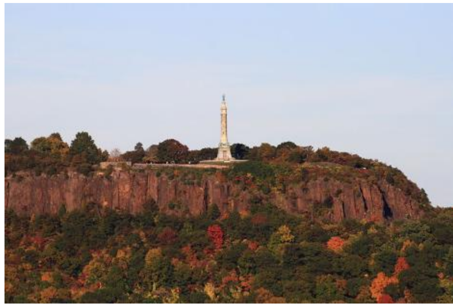


圖片是過去四億年的大陸漂移。順便說一句，人們在研究可以回溯十億年的模型。當然，回溯的年代越久遠，重建的困難越大，因爲各大洲已經多次在長期循環中走到一起，又再分開，並消滅了歷史痕跡。試圖重建大陸漂移實在是大工程。

我想指出一些事情。岡瓦納古陸較早之前有盤古大陸，當時各大洲連在一起。南美洲、非洲、南極洲、澳大利亞以及印度黏在一起有一段時間，後來分開了。



有一些有趣的事情。紐黑文燈塔公園[144]有一些岩石，追蹤最接近的親屬岩石，是在大洋另一邊的摩洛哥拉巴特。海洋兩邊有同類岩石。這是二億五千萬年前發生的事。



East Rock[145]有多大年紀？East Rock 有二億二千萬的歲月。當大西洋分裂時，有一系列的裂痕，一個成爲大西洋，另一成爲康涅狄格河谷。

它沒有全部裂開，只是部份裂開，山谷被流下來的熔岩填滿，然後熔岩的向西方傾斜，有多處裂開，形成 East Rock, West Rock，從馬薩諸塞州中部到佛蒙特州南部都有這些地勢。這是大規模的熔岩流，填滿了大裂谷，就在這裡發生。




[146]











當岡瓦納大陸分裂時，在生物生活在其上。鴕鳥目鳥類不會飛，不會游泳，只是隨著岩石塊四處漂流。有趣的是想想岡瓦納古陸分裂時，這些鳥類的祖先已經生活在廣泛的地理環境。可以利用分子譜系分析各大洲的鴕鳥目鳥類，就可以把它們連結起來。

---

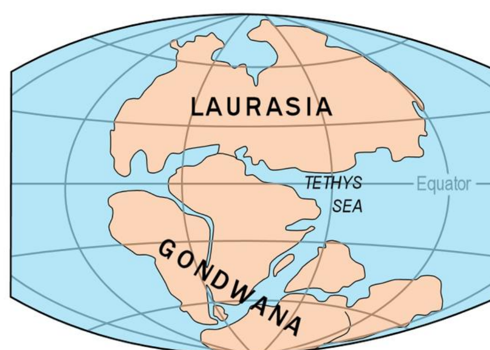
[144] http://farm2.static.flickr.com/1012/804658951_0705784383.jpg

[145] East Rock（圖片取自維基百科）

[146] 鷸鴕（新西蘭）；鶆（南美洲）；恐鳥（新西蘭）；象鳥；鴕鳥（肯雅）；鶴鴕（圖片取自維基百科）

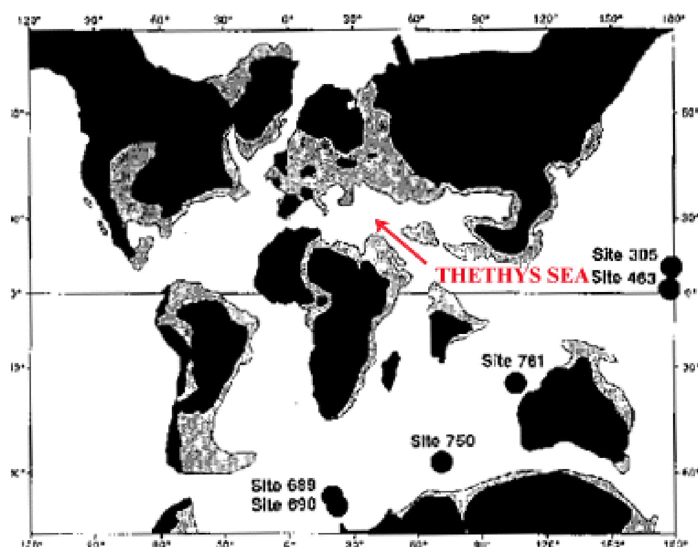


[147]



[148]

特提斯淺內海 Tethys Sea 連繫東亞–北美洲東部。



盤古大陸 Pangaea 解體時還有另外一些事情。（參考：維基百科盤古大陸漂移動畫。）勞亞古陸(Laurasia)北上，岡瓦納古陸(Gondwana)南下。在這期間，一段時間，兩者之間曾存在特提斯淺內海(Tethys Sea)。上圖是五億年前始新世各大洲的位置。順便說一下，始新世氣候溫暖，是熱帶時期。

當時有溫暖的地中海〔氣候〕海岸線從北美洲東部通過尼泊爾，延伸到現在的中國東部。這是在印度向北漂流，以及非洲北部封鎖了南亞之前。

---

[147] 盤古大陸（取自維基百科）
[148] 特提斯淺內海(Tethys Sea) （取自維基百科）

這情況可以解釋爲何北美洲東部阿巴拉契亞山脈和中國有一些相似的植物，還有許多相似之處。在這遙遠的地理距離，杜鵑、瓊花和某些樹木物種有親緣關係，有人認爲這是五千萬年前種子通過一條走廊的遺跡。

冰河期

冰川又是什麼一回事？有一些相當深濬的地質年代。大大小小的冰河期約有十五次[149]。

全球四個主要冰河期[150]			
國外冰期名稱	中國冰期名稱	距今發生年代（萬年）	地質年代
古薩（Guniz）冰期	鄱陽冰期	137-150	侏羅紀末
民德（Mindel）冰期	大姑冰期	105-120	白堊紀
里斯（Riss）冰期	廬山冰期	10-32	第三紀漸新世
沃姆（Wurm）冰期	大理冰期	1-11	第四紀更新世

奧陶紀有冰河時期，二疊紀有冰河時期，更新世有冰河時期。在寒武紀之前的冰河時期很有趣，地球當時可能是完全冰封。不管是否靠近赤道，在岩石中有遺跡可以找出是什麼緯度，岩石也有遺跡指出當時有多冷。這些遺跡通常是碳和氧這些東西的同位素比值。

當其時整個地球可能是一個雪球，只有非常，非常接近赤道的東西可以穿透；地球可能是一個雪球，世界各大洋全被冰覆蓋。這是有趣的難題，人們有不同猜測和意見，因爲問題是如此難以解決，沒有很多數據，這是在很久以前。

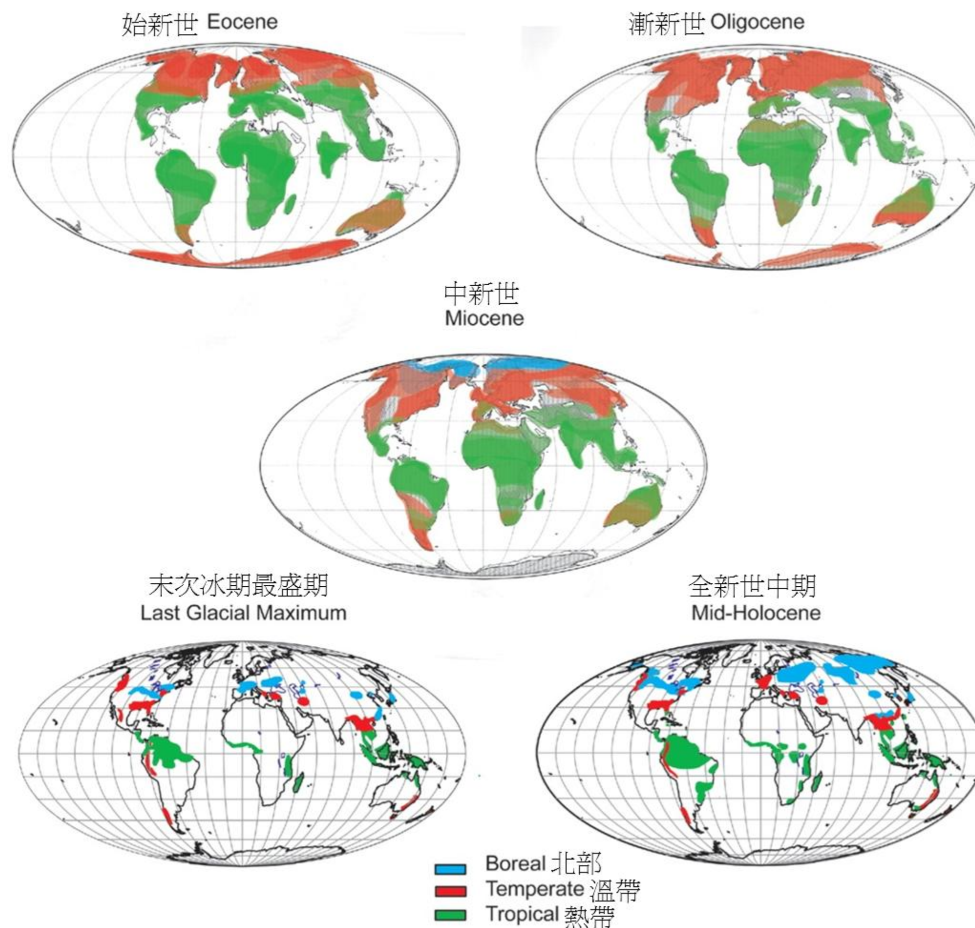
二疊紀的冰川時期有較深入的研究。記住在二疊紀時，岡瓦納古陸仍然是一大塊，大約在二億二千五百萬年至二億五千萬年前解體。南部的冰層實際上連接這些大洲陸地。在巴西可以找到由冰川刮落，來自非洲的岩石。

在板塊構造理論之前，沒有人想到這是如何可能發生的。今天站在南非開普敦最高的桌山，仍然可以看到冰川橫越開普敦在岩石上留下的槽痕，已知是有二億五千萬年的歲月。

---

[149]譯註：參考網上資料，所謂「主要冰河期」沒有一定定義。看教授原文，主要是強調冰河期影響生物演化，因此節錄一些較適合中文讀者理解的資料取代部分原文內容。較爲詳盡的資料參見維基百科網頁。

[150] http://life.nthu.edu.tw/~labtcs/Salmon/history/pleistocene__ice_age.htm

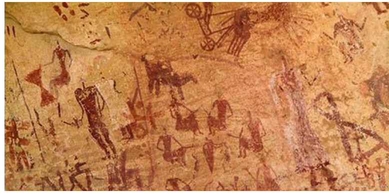


自那時以來的氣候實際上大多是溫暖。看看這一套地圖：五千萬年前；三千五百萬年前；更新世中期在一千五百萬年前；全新世中期非常接近現在，大約五千年前；看看地球現在有多少是溫帶和熱帶，看看始新世有多少熱帶。

全都是熱帶雨林，漸新世仍然有巨大的熱帶地區，中新世仍有相當不錯的熱帶地區。但在約二萬年前的末次冰期最盛期，主要熱帶森林減少，疏林草原擴大；熱帶雨林減少了只剩下幾個零散小區。最大融冰期約在一萬二千五百年前。一萬五千年前，撒哈拉沙漠氣候潮濕。我們今天生活在相對寒冷，相對乾燥的世界。我們認爲這是正常的。

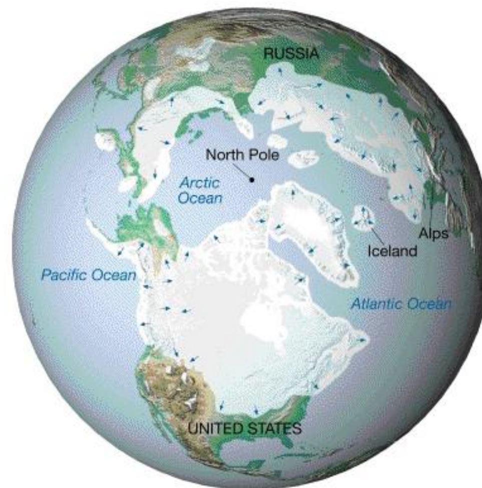
如果在二、三萬年前從極地軌道衛星俯視地球，可以看到我們現處的地方大概是在一英里半冰封之下。冰川前端把部份陸地向前推，形成美國東北部的群島，這些都是該冰川的終磧。

（參考：中大地科遠距教學系統〈冰川〉）



斯堪的納維亞半島和英格蘭北部完全冰封，北海也是。撒哈拉沙漠氣候潮濕。在撒哈拉沙漠的中央，可以看到人類岩畫[151]，記錄當時在撒哈拉中部生活的河馬和其他事情。稍後我們會看到主要的熱帶森林減少。

更新世冰河時期以前是北半球的事件



這是現在的全球格局。冰是灰色，熱帶森林、草原是綠色，熱帶雨林是橙色。因此，在某些地方有熱帶森林庇護所。



152

如當時去到南方，現在的南中國海被水覆蓋，當時有大象，老虎散步來到婆羅洲；因為當時這是陸地，有夠多的水被冰封，海平面下降了很多。這些動物可能實際上是來自亞洲，最遠的來到婆羅洲，但不能超越華萊士線。Alfred Russel Wallace 記錄印尼的生物地理有深水通道，阻隔著這些動物不能到達澳洲或新幾內亞。

[151] http://img1.photographersdirect.com/img/12779/wm/pd802458.jpg
[152] 華萊士線（取自維基百科）

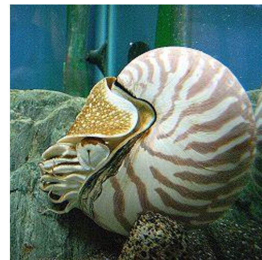
因此，海平面上升和下降，改變了大陸的邊緣和動植物在其上走動的能力。這是冰川時期的作用。

大規模物種滅絕

大規模物種滅絕又是什麼一回事？已經有兩次這樣的事件：在二疊紀末期和白堊紀末期。在二疊紀末期，不僅三葉蟲消失，事實上估計海洋無脊椎動物物種有 97%在二疊紀末期消失，幾乎把地球上的生命一掃而空。

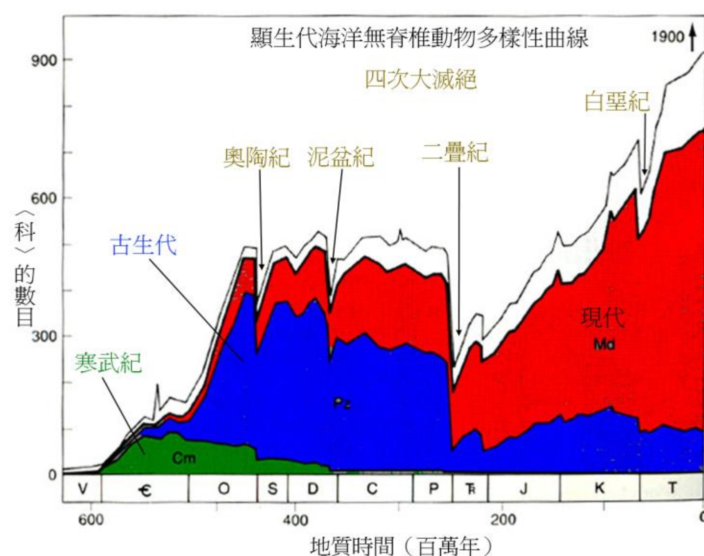
在白堊紀結束時消失的東西，如果找到我們也想看看：菊石，恐龍，以及幾乎一切體重大於五公斤的陸地動物都滅絕，海洋無脊椎動物物種約 70%也滅絕。這是大規模滅絕，但最大的還是二疊紀滅絕。


[153]


[154]

自寒武紀中期至晚期，三葉蟲一直存活了二億五千萬年，直至在二疊紀末期滅絕。三葉蟲是菊石目，相當接近有殼的鸚鵡螺，後者可能是這家族的現代倖存者。這些彎殼動物像魷魚。

看看顯生代海洋無脊椎動物多樣性的曲線。



寒武紀(Cambrian)之前是文德紀(Vendian)，然後是奧陶系(Ordovician)，志留紀(Silurian)，泥盆紀(Devonian)，石炭紀(Carboniferous)，二疊紀(Permian)，三疊紀(Triassic)，侏羅紀(Jurassic)，白堊紀(Cretaceous)，第三紀(Tertiary)。三疊紀至白堊紀是恐龍的時代，哺乳動物在古近紀的漸新世出現。過去五億五千萬年的歷史，大部份是海洋無脊椎動物的歷史。

---

[153] 三葉蟲化石（**作者：kevinzim，取自 Flickrs**）

[154] 鸚鵡螺（取自維基百科）

奧陶紀有大滅絕。泥盆紀有大滅絕。二疊紀有大滅絕，白堊紀有大滅絕。紅色是現代動物區系，綠色是寒武紀動物區系，藍色的動物源自古生代。圖中可見幾乎寒武紀所有的動物都不見了，剩下一些源於古生代的「科」；我們認爲是現代的動物，其中一些源於寒武紀，在石炭紀和二疊紀增殖不少，然後在三疊紀輻射式擴散。

什麼引起大滅絕？岡瓦納古陸分解，勞亞古陸脫離岡瓦納古陸；盤古大陸解體。當時有大規模的火山活動，海洋缺乏氧氣。今天的黑海是當時海洋的模型。

黑海水面以下二十米左右有氧氣，魚類活在其中。黑海最深處約有兩英里深，從水面以下二十米至底部缺氧，氣味一如臭雞蛋。想像整個世界的海洋都是這狀態：上層非常薄，氧化，清晰；其下的一切基本上缺氧：脊椎動物不可能存活，細菌獨霸天下，發出臭雞蛋的臭味。

有人提出當時在有地球大氣圈外的影響。很難找到有完全正確年齡的隕石坑。沒有證據不等於事件沒有發生；自那時起，板塊構造已廣泛改造了地球表面，很可能以前有大隕石坑，但後來被除掉抹去，現在看不到。無論如何，這是眾說紛紜的議題，人們想到在二疊紀末期，小行星，彗星和超新星可能影響了地球。



有可能是因爲各大陸解體和大規模的火山活動，但我真的不知道是什麼引起滅絕。西伯利亞有地球上最大的玄武岩熔岩流，年齡剛好是約二億五千一百萬年前，稱爲西伯利亞暗色岩[155]。

我們現在知道物種滅絕持續不是太長，只有數萬年。事情發生在陸地和海洋，滅絕的海洋生物特別容易受到氣體系統變化的影響。這暗示當時的二氧化碳含量非常高。

另一想法是西伯利亞有大量火山爆發，導致全球變暖，從而釋放了大量儲存在海洋中的甲烷。這是類似黑海的世界海洋。甲烷氧化成爲二氧化碳，令生物中毒和窒息，滅絕基本上就是這樣發生的。

岩石的痕跡指出當時被氧化的碳數量，是相等於數倍地球現有生物量。因此，碳的水平確實下降了。我相信在這過程結束時，地球大氣層的氧氣約爲 7%，就像突然乘電梯衝向珠穆朗瑪峰頂，很難處理。

（譯註：以下講解白堊紀-第三紀滅絕事件，請參考維基百科非常詳盡的講述。）

[155] 西伯利亞暗色岩的熔岩範圍（取自維基百科）



[156]


[157]

這些是對二疊紀末滅絕較爲合理的假設。白堊紀滅絕只是在六十三至六十五萬年前。確實知道當時有大隕石撞擊墨西哥的尤卡坦半島，可能導致物種滅絕。不完全清楚是什麼一回事，也不肯定這是唯一原因。尤卡坦半島(Yucatan)的隕石撞擊可能引發印度的大規模的火山活動，原因是這樣的。這隕石撞擊留下的大洞稱爲 Chicxulub Crater。國（參見 Chicxulub Crater 隕石撞擊動畫。）

地球是球形鏡頭，如大石頭扔在地球的一面，放射出來的能量會從地球的牆上反彈到另一邊的某一點。另一邊的這一點集中到印度西部；當時印度在越過印度洋，然後撞上亞洲。印度剛好是在另一邊的那一點。熔岩流就在那裡，有完全正確的日期。因此有一些理由認爲這實際上可能發生。



印度的西高止山脈 Western Ghats[158]有許多印度教和佛教石窟寺，位置就是在這些熔岩流，熔岩流極其深厚，覆蓋面廣。這不是證明，但肯定隕石有詳盡記錄。



情況可能是這樣[159]。隕石約十公里寬，時速約爲十萬英里，當然它會完全解體，碎片四濺。由於隕石撞進淺海，引發特大海嘯。德克薩斯州和俄克拉荷馬州有證據表明當時穿越美國南部海岸的波浪有一至兩公里高。這是特大事件，燃燒的碎片下墜在整個地球。

在墨西哥可以看到火山口的外環。尤卡坦半島的破裂石灰石路面有一系列的淡水井。在水底使用地質探針，可以看到火山口的邊緣，直徑距離約二百英里。這是巨大的火山口。

---

[156] http://static.guim.co.uk/sys-images/Guardian/Pix/pictures/2009/1/30/1233336274669/Site-of-Chicxulub-crater--002.jpg
[157] http://i.space.com/images/h_chicxulub_crater_01.jpg
[158] 印度西高止山脈熔岩流（作者：snonymousG，取自 Flickrs）
[159] http://news.bbc.co.uk/nol/shared/spl/hi/pop_ups/07/sci_nat_enl_1189018470/img/1.jpg

十公里寬隕石撞擊尤卡坦半島：白堊紀末期滅絕事件	
1 秒	撞擊地點(30,000 平方公里) 完全毀滅
1 分鐘	地震，黎克特制第十級
10 分鐘	北美洲森林自燃
1 小時	撞擊濺起的東西在北美洲紛紛落下
10 小時	約一公里高的海嘯淹沒沿海地區
1 星期	第一批滅絕
9 個月	塵封的天空逐漸放清
10 年	嚴峻的氣候冷卻作用終止
1,000 年	大陸植被恢復；「蕨類植物爆發」終結 譯註：在大小規模的滅絕事件後，植物全毀。蕨類植物的單細胞孢子靠風傳播，更容易四處繁殖，因此在滅絕事件後，蕨類植物數量往往有爆發性增加。

Simon Conway Morris 重組發生的事情。岩石從天空掉下，毀滅地上的一切。然後有猛烈地震。十分鐘內，掉下的岩石點燃了北美的所有森林。大約十小時後，海嘯幾乎淹蓋了地球，海洋一公里內垂直距離的一切全被毀滅。

在廣泛地域範圍內，第一次滅絕可能在一星期內發生。隨後九個月，大氣層變得非常，非常灰塵滿佈，並引發持續十年的核冬天。我們知道這可能沒有超過十年，因爲植物沒有注意到這事件。動物全都喪命，但植物種子埋在土壤，捱過了核冬天[160]。植物不是很在意這事件。大陸植被開始恢復。

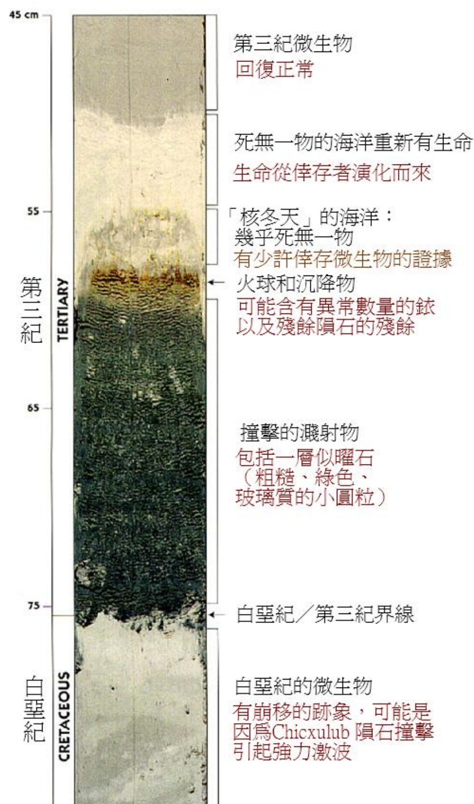
地球在其後約一千年幾乎佈滿蕨類，但在一千年內得森林和類似的東西回來了。海洋深層水要幾千年才恢復。大約要五至十萬年海洋才充份氧化。

白堊紀末期滅絕事件之後	
一千五百年	深水底棲生物系統開始恢復
七千年	深水生物系統完全恢復
七萬年	海洋缺氧情況改善
十萬年	恐龍最後滅絕（？）
三十萬年	菊石目最後滅絕（？）
五十萬年	海洋生態系統開始穩定
一百萬年	海洋生態系統部份恢復
二百五十萬年	全球生態系統回復正常
一千五百至二千五百萬年	放射性分佈促成多樣性
現在人類做成的滅絕，地球可能需要一樣的長時間才能恢復。	

有人認爲，地球某處的一些恐龍種群苟且殘存多十萬年才全部死掉；最後的菊石目在稍後三十萬年才死光，然後有其他的事情發生。大滅絕後，地球要一億五千至二億五千萬年才回復到隕石撞擊之前的生物多樣性水平。有人估計現在人類做成的滅絕，規模與隕石撞擊類似，也可能需要一樣的長時間地球才能恢復。

這只是一些證據。沒時間提出全部。各位有心尋找，會看到一些證據。美國佛羅里達州海岸外有深海岩心，標誌著白堊紀和第三紀之間的界線。

[160] 註：核冬天(Carl Lagan 等科學家認爲核子戰爭爆發後,地球上空氣中煙塵瀰漫,遮蔽天日,天寒地凍,一切生物終將毀滅) ~~Google 字典



「灰層」之下：馬斯垂克階（白堊紀的最後階段）晚期沉積物嚴重下滑和錯亂（因爲撞擊後的衝擊波）。「灰層」之上：達寧階（古新世的第一個階段）早期沉積物（沒有滑下或錯亂）。

灰層本身有兩部分：（1）大部份（底部約 95%）是一層似曜石（粗糙、綠色、玻璃質的小圓粒）；大陸岩石被撞擊和因而蒸發，冷凝後形成似曜石。（2）上層部份是一層細微的灰，這是小行星/彗星本身爆炸後的殘餘（這現場含有特多的銥）。

正常的海洋沉積物，速率爲 2cm～= 1000 年。

1. 撞擊導致馬斯垂克階沉積物下滑。

2. 然後一層似曜石如雨降下（可能在撞擊後數小時發生，幾天後才停止），似曜石層被撞擊導致的下滑亂流所層壓和排序。

3. 然後，細微灰層沉澱出來，可能維時數星期，數月；如灰層分散在夠高的大氣層，甚至要一年左右。

4. 緩慢沉澱（再次是每千年～2cm）。可以看到灰層頂部是零亂的，被生物擾動滲進了達寧階的覆蓋沉積物。有圖表清楚顯示：似曜石／灰層頂部，核心有非常突出的銥值，然後在這一層的 10 +厘米以上逐漸回復正常值。

最新研究稱火山爆發可能是恐龍滅絕主因 (2008-12-18)

科學界有一種觀點認爲，恐龍滅絕主要是因爲小行星或彗星撞擊地球造成的，但美國研究人員 12 月 15 日發表的一項研究報告表明，長期持續的火山爆發可能是造成恐龍滅絕的主要原因。美國普林斯頓大學地質學家凱勒在研究報告中說，經過多年對“K-T 界線”岩層的研究發現，白堊紀—第三紀時期發生的印度德幹地盾系列火山爆發是造成恐龍滅絕的主要原因。科學家所稱的“K-T 界線”是指介於白堊紀與第三紀之間的界線，大約出現在 6500 萬年前。印度德幹地盾系列火山爆發持續時間長達近 3 萬年。大多數科學家認爲，6500 萬年前，一顆名爲 Chicxulub 的小行星墜落在地球表面，引起大爆炸導致恐龍滅絕。1991 年在墨西哥的尤卡坦半島發現的一個遠古隕星撞擊坑進一步支持了這種觀點。但凱勒認爲，經過對“K-T 界線”岩層沉澱物的研究發現，小行星撞擊地球的時間發生在“K-T 界線”形成前約 30 萬年，但它並沒有造成生物滅絕；相反，印度德幹地盾系列火山爆發的時間與“K-T 界線”形成的時間最接近，所以有理由認爲，火山爆發才可能是造成恐龍滅絕的主要原因。

“K-T 界線”=白堊紀和第三紀之間的界線

撞擊的噴發物基本上是玻璃質的似曜石小圓球和類似的東西，還有石英。「銥異常」很著名。隕石含豐富的銥，地球表面很少；這些東西有很多銥。世界各地有很多這樣的證據，指出這是大事件。

這是白堊紀末期大滅絕，似乎與隕石有關，可能不只是因爲隕石，也有可能與火山噴發有關。我想略略提到地方災難，時間更加頻繁，只是爲了說明在較短的時間內，有時情況會是相當不尋常。

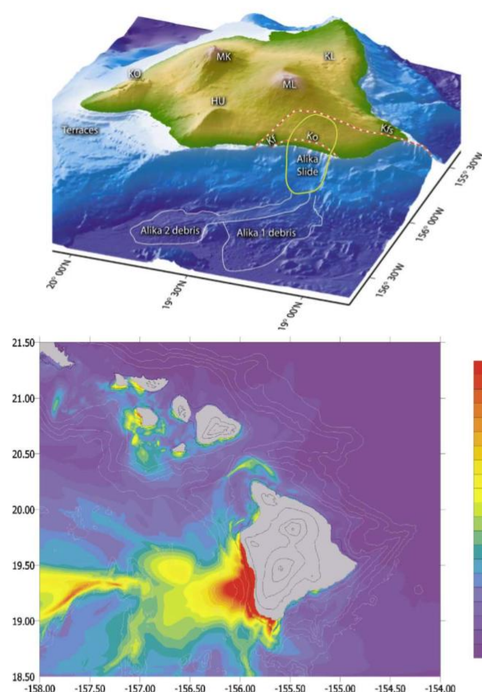
大地震

2006 年有印尼大海嘯。每世紀都有幾次這樣的事件。我們這一代沒有經歷接近喀拉喀托 Krakatoa 或坦博拉 Tambora 程度的火山噴發。而喀拉喀托爆發是小於坦博拉的，但這些事件已引起海嘯和全球變冷。

巨大的火山噴發。上新世期間，喀斯喀特山脈火山爆發，火山灰降落在二千英里外內布拉斯加州的披毛犀牛群。義大利那不勒斯的 Phlegrean Fields 爆發時，火山灰落在基輔。Phlegrean Fields 仍然活躍，座落在那不勒斯人口稠密的郊區。擁有物業的業主要擔心房子的地下是什麼。火山爆發相當罕見，大概是萬年、十萬年一遇。

海嘯

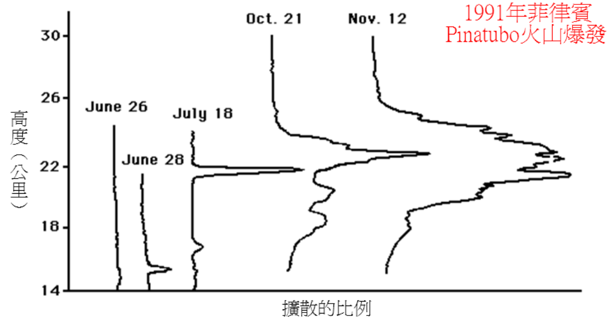
還有海底滑坡，能夠產生巨大的海嘯。如尼羅河三角洲，或密西西比河三角洲，亞馬遜三角洲的結構變得不穩定，整體滑下深水區，一口氣瀉下以立方公里計算的沉積物，會產生巨大的海嘯。還有超級洪水。以前發生在華盛頓州東部，以及在西伯利亞和加拿大曼尼托巴省。當冰河時期結束，冰川融化，就會有超級洪水。



這是超級海嘯的例子。大約在十二萬五千年前，夏威夷西岸滑落大海。一塊約二十公里寬，一至二公里長，八公里高的岩石落在海底，這一刻的時速足足有三百公里，把島上約一公里長的陸地推到約二百公里外的深水層。在這深度的海洋，這時速剛好造成海嘯。

這地質模型說明海嘯有多高。滑坡是灰色陸地的紅色區域，然後海嘯向外擴散，實際上是超越了 Lanai 島的頂部。左側的比例尺是公尺。紅色是海拔一千英尺。這海嘯的最高點是在 Ho'okena，圖片顯示有二千四百英尺。

以往這裡已有前科，島嶼其他部分跌落在不同地點。有環珊瑚是海拔約一千五英尺，這是由於在早期的海嘯；一個超級海嘯把海水送到 Lanai 島頂端的海水湖。有時衝浪來大了。這些波浪真嚇人。



1991 年菲律賓 Pinatubo 火山爆發可以說明威力如何。火山把驚人數量的火山灰噴放到大氣，高達海拔二十二公里，導致隨後數年全球變冷和美麗日落。




數千年前，美國華盛頓州東部的堵塞湖因冰壩破裂，一瀉而下流入哥倫比亞河；超級洪水高約一公里，沖走很多陸地土壤。[161]



這樣規模的洪水輕易搬動這些巨石一百公里。

這一講是要告訴大家，生命改變了地球，主要是細菌；地球內外的環境偶爾對生命有重大影響。宏演化的觀點描述的世界，與我們真正經歷的本質上有所不同。下一講利用化石記錄重建一些大事。

[161] 圖片和補譯資料 http://www.cbc.ca/documentaries/passionateeyeshowcase/2010/superflood/

地質年代

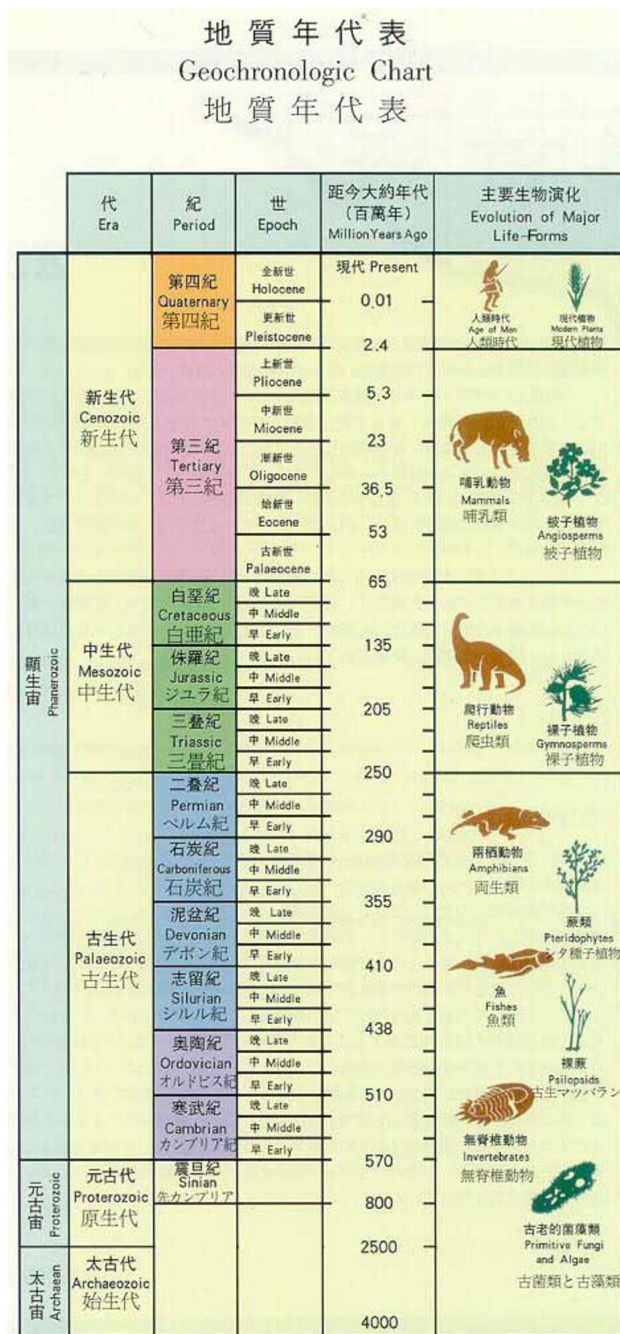
宙（元） Eon	代 Era	紀 Period	世 Age	時間	大事記
顯生宙 Phanerozoic	新生代 Caenozoic	新近紀（第四紀）Quaternary	全新世 Holocene	11700 年至今	人類繁榮
			更新世（洪積世）Pleistocene	180 萬年前 至 1 萬年前	冰河時期，大量大型哺乳動物滅絕，人類演化到現代狀態
			上新世 Pliocene	530 萬年前 至 180 萬年前	人類的人猿祖先出現
			中新世 Miocene	2300 萬年前 至 533 萬年前	
		古近紀（第三紀）Tertiary	漸新世 Oligocene	3400 萬年前 至 2300 萬年前	大部份哺乳動物目崛起
			始新世 Eocene	5580 萬年前 至 3660 萬年前	
			古新世 Paleocene	6580 萬年前 至 5580 萬年前	
	中生代 Mesozoic	白堊紀 Cretaceous		1 億 4550 萬年 至 6550 萬年前	白堊紀-第三紀滅絕事件，恐龍的繁榮和滅絕，地球上 45%生物滅絕，有胎盤的哺乳動物出現
		侏羅紀 Jurassic		1 億 4550 萬年前 至 1 億 9960 萬年前	有袋類哺乳動物出現，鳥類出現，裸子植物繁榮，被子植物出現
		三疊紀 Triassic		2.5 億至 2 億年前	恐龍出現，卵生哺乳動物出現
	古生代 Paleozoic	二疊紀 Permian		3 億至 2.5 億年前	二疊紀滅絕事件，地球上 95%生物滅絕，盤古大陸形成
		石炭紀 Carboniferous		3.55 億年前 至 2.9 億年前	昆蟲繁榮，爬行動物出現，煤炭森林，裸子植物出現
		泥盆紀 Devonian		4.05 億年前 至 3.65 億年前	魚類繁榮，兩棲動物出現，昆蟲出現，種子植物出現，石松和木賊出現
		志留紀 Silurian		4.35 億年前 至 4.05 億年前	陸生的裸蕨植物出現

		奧陶紀 Ordovician	5.1 億年前 至 4.35 億年前	魚類出現；海生藻類繁盛
		寒武紀 Cambrian	5.42 億年前至 4.88 億年前	寒武紀生命大爆炸；開始有化石記錄
元古宙 Proterozoic	新元古代 Neoproterozoic	埃迪卡拉紀（震旦紀） Ediacaran(Sinian)	6.2 億年前 至 5.4 億年前	多細胞生物出現
		成冰紀 Cryogenian	8.5 億年前 至 6.2 億年前	全球冰封
		拉伸紀 Tonian	10 億年前 至 8.5 億年前	羅迪尼亞 Rodinia 超大陸形成
	中元古代 Mesoproterozoic	狹帶紀 Stenian	12 億年前 至 10 億年前	
		延展紀 Ectasian	14 億年前 至 12 億年前	
		蓋層紀 Calymmian	16 億年前 至 14 億年前	
	古元古代 Palaeoproterozoic	固結紀 Statherian	18 億年前 至 16 億年前	
		造山紀 Orosirian	20.5 億年前 至 18 億年前	
		層侵紀 Rhyacian	23 億年前 至 20.5 億年前	
		成鐵紀 Siderian	25 億年前 至	
太古宙 Archean	新太古代 Neoarchean		28 億年前 至 25 億年前	第一次冰河期
	中太古代 Mesoarchean		32 億年前 至 28 億年前	
	古太古代 Paleoarchean		36 億年前 至	藍綠藻出現
	始太古代 Eoarchean		38 億年前 至 36 億年前	
冥古宙	早雨海代		38.5 億年前	地球上出現第一個生物：細菌

Hadean	Early Imbrian		至 38 億年前	
	酒神代 Nectarian		39.5 億年前 至 38.5 億年前	古細菌出現
	原生代 Basin Groups		41.5 億年前 至 39.5 億年前	地球上出現海洋
	隱生代 Cryptic		45.7 億年前 至 41.5 億年前	地球出現

（原圖出自維基百科，譯者補上英詞，稍微修改起始時間和大事記。）

第十九講：化石記錄和生命史



今天以第三種方法看看地球的生命，這是關於化石記錄和生命的主要群體。還記得第一種方法是看看重大轉變以及涉及的問題。第二種方法描述演化發生的地質劇場，看看生命如何塑造地球，以及地球如何塑造生命。今天是看看本身有獨特和重要資訊的化石記錄。

請大家溫習地質時間。要花一些時間才可以牢牢記住。名字不熟悉，時間深度驚人。要理解地球的演化，這是非常必要的框架。這一講談論一些大事件，主要的擴散和仍在擴散的組群，正在消失或已消失的組群，在特殊情況滅絕的動物，最後提到演化停滯和提到 Cope 法規。

特別留意寒武紀之後的事物：顯生宙分爲古生代，中生代和新生代；「代」分爲「紀」，其中一些「紀」是以大規模滅絕來結束。世界各地的地質學家看得出他們研究的不同岩石其實是同一類型，石頭含有的化石是在一定時間在世界各地消失的東西。

例如，三葉蟲在寒武紀出現，在二疊紀末期消失。世上任何有三葉蟲化石的岩石必然是源自古生代。菊石多次出現和消失，在白堊紀結束時最終消失。任何有複雜菊石化石的岩石必然是中生代。

這些地質時代[162]的「紀」實際上是利用化石來定義；通過對比化石的類型，全球研究人員協調彼此的記錄。二十世紀後期有了放射性定年法，研究做得越來越好。白堊紀大滅絕之後是新生代。新生代是哺乳動物的時代，中生代大概是爬行動物的年代。新生代可細分爲古新世，始新世，漸新世，中新世，上新世，更新世。

162 http://mkd.lyge.cn/a11/001/06-1.jpg

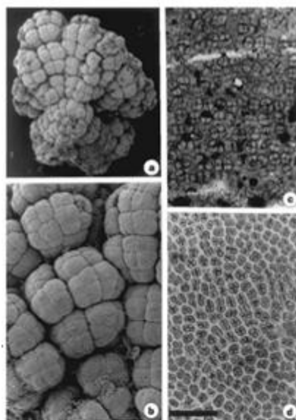
過去的一萬年是全新世；這是冰川融化之後的時代。粗略地講，地球在古新世和始新世重新補充本身的生物多樣性。以哺乳動物科和類似動物而論，現代的生物多樣性水平大概與漸新世持平。數哺乳動物目源自古新世和始新世。

細胞生命

看看一些大規模事件，最有趣的是什麼時候有了多細胞生命？中國的磷酸鹽礦床保存著微小的化石，絕對驚人。這是在十年前發現的。

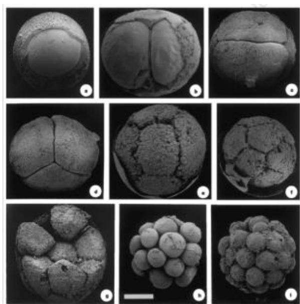


澄江帽天山頁岩發掘出來的圓筒帽天山蟲化石，是寒武紀早期中段的生物。（圖片取自維基百科）



化石來自中國雲南省澄江縣境內 40 多處散存的寒武紀多門類古生物群遺址，距今約 5.20 億到 5.25 億年，主要集中於帽天山的頁岩，開始發掘於 1984 年。它的特點是動物體內沒有礦物質的軟組織部份保存得非常好，稱爲「澄江動物群」。

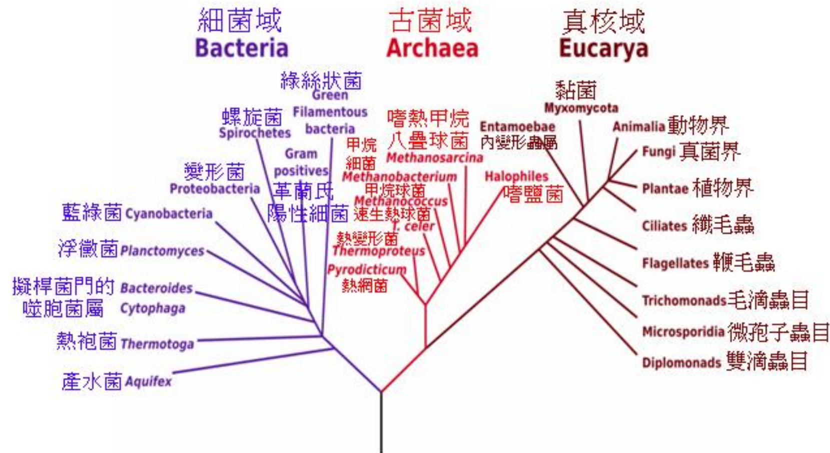
寒武紀前二千萬年是元古宙末期埃迪卡拉紀的文德期。在乾涸湖泊或小灣，鹽結晶完美保存著藻類。這些顯微照片是多細胞藻類的微體化石，其中一些甚至可以看到有絲分裂的紡錘體。



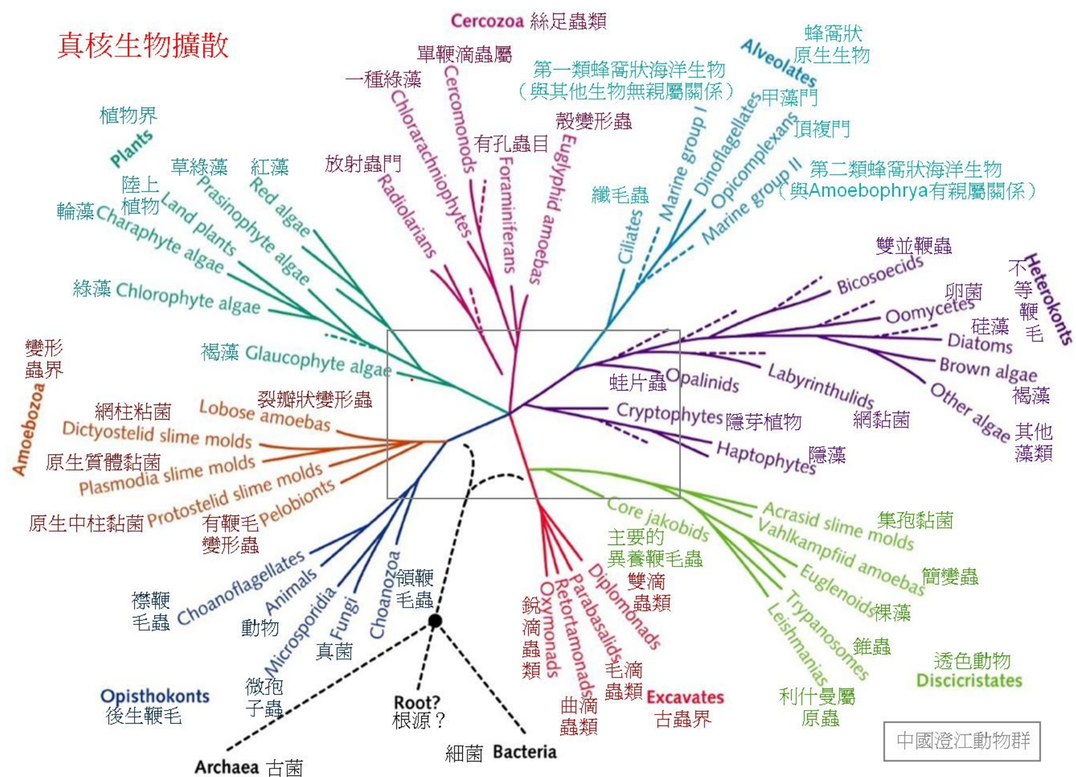
同一時代在中國形成的是多細胞，兩側對稱動物。這些看起來像甲殼動物的早期細胞分裂。這是寒武紀之前二千萬年，暗示寒武紀之前二千萬年已有甲殼動物，非常有趣。

分子系統發育研究指出，要是研究分子而不是研究化石，十億年前已經有真核的擴散；即是在有多細胞結構之前，真核細胞製造原生生物。許多群體可能在寒武紀之前已有分歧，這些微體化石支持這觀點，但化石沒有痕跡。有的只是標誌，有的只是這些類似甲殼動物的胚胎。

如果這是真的，那麼屬於寒武紀的大型動物首批化石，可能只是記錄以前的軟體動物開始取得骨架的事實；大型動物肉眼可以看到，有硬體部分，有內骨骼或外骨骼。這些群體以前已經存在，只是不能轉變成化石，很可能是因爲與天敵共同演化。



這圖片似乎是發生的事情。提醒各位生命樹有三大組群。放大的部分如下。



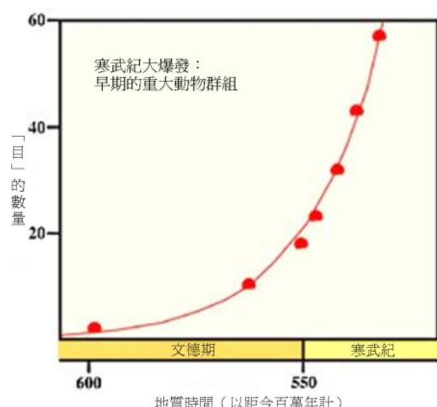
中國澄江動物群微化石大概是在五億七千萬年前。繞著生命樹走走：「哦，從我們以爲是生命起源分支出來的一切，很有可能是在同一時間存在，但我們沒有化石記錄。」這意味著分子發育學的含義：從共同祖先傳承的一切可能是同時存在。這意味著所有這些其他分支以前都在那裡了。

參考：[黃俊霖〈達爾文的生命之樹〉]()

參考：[錢錕〈挑戰演化論的澂江化石群及“動物大爆炸”〉]()

大多數這些其他東西都是單細胞生物，不期望它們留下化石。很久以前可能已經有黏菌，變形蟲和眼蟲以及林林種種類的藻類，只是沒有它們的化石。因此，能夠同時處理分子系統學和化石是重要的，因爲兩者相輔相成，可以得出只是單一方面不能得到的推論。

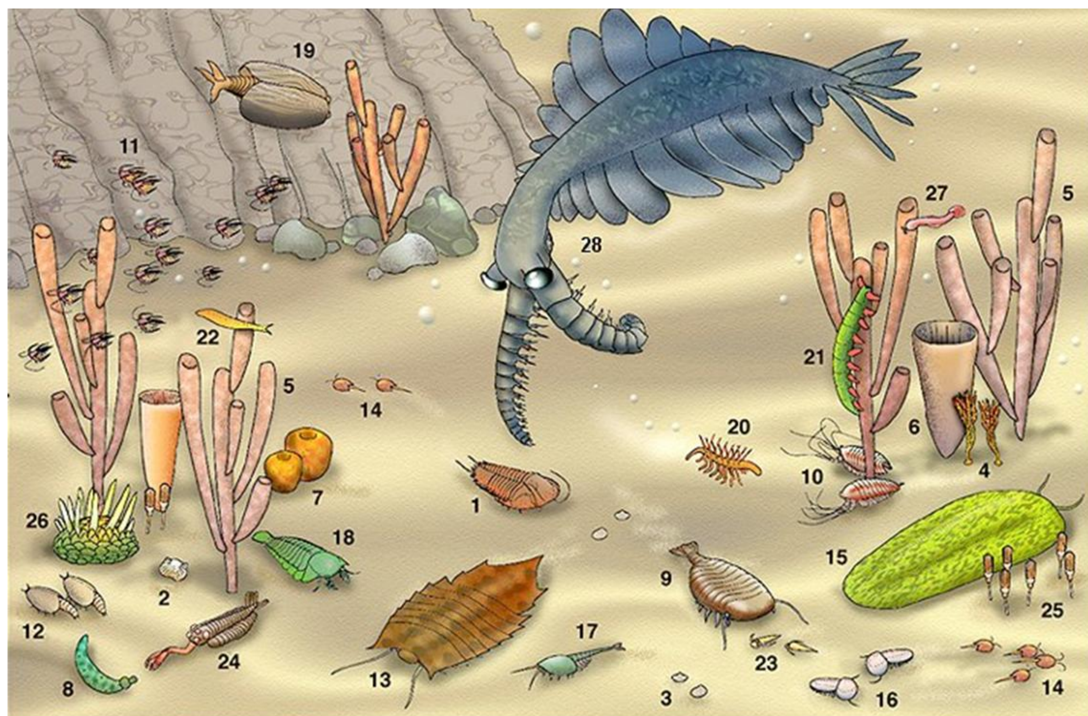
生命多樣性大爆發



寒武紀發生什麼大事？這是化石記錄開始說故事的時候。化石記錄是相當支持寒武紀生物多樣性大爆發的想法。左軸是動物群體「目」的觀察數量，有相當多海洋無脊椎動物類群；寒武紀末期開始有脊椎動物；並且以相當快的速度變多。

有趣的是動物化石記錄中沒有出現重大的軀體規劃。植物有這樣的規劃，但動物就好像在五億五千萬年前有了一次多樣性的爆發後，所有的重大軀體規劃凍結，之後再沒有新的動物種類。這問題令人費解，一直沒有徹底解決。爲什麼會這樣？

> Hamlet：「Horatio，天上人間的萬事萬物，多於你的哲學夢。」
>
> 莎士比亞《王子復仇記》第一幕，第五場



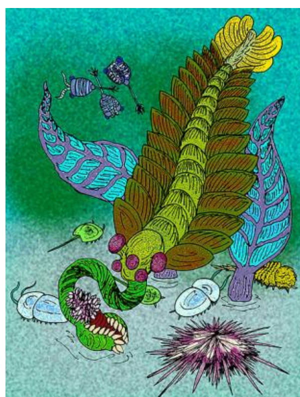
在上圖，三葉蟲生活在許多一般沒有保存的物種。典型的寒武紀外群可能只生產三葉蟲，鰓足綱(2)，軟體動物(3)和海百合(4)。這是全部寒武紀生物群的一小部分，加拿大卑詩省 Burgess 頁岩的寒武紀化石名冊更爲詳盡。那組群包括多種海

綿：Vauxia(5)，Hazelia(6)和 Eifellia(7);腕足動物：Nisusia(2); 曳鰓蠕蟲：Ottoia(8); 三葉蟲：Olenoides(1)；其他節肢動物，如 Sidneyia(9)，Lecnchoiia(10)，Marella(11)，Canadaspis(12)，Helmetia(13)，Burgessia(14), Tegopeite(15), Naeaoia(16), Waptia(17), Sanctacaris(18) and Odaraia(19)；葉狀假足類：Hallucigenia(20)和 Aysheaia(21); 軟體動物：Scenella(3);棘皮動物：Echmatocrinus(4)和脊睡物：Pikais(22);其他怪異動物有 Haplophrentis(23)，Opaginia(24)，高角杯蟲 Dinomischus(24)，微瓦霞蟲 Wiwaxia(26)，阿米斯克毛顎蟲 Amiskwia(27)和奇蝦 Anomalocaris(28)。S.M. Gon III 構圖和線條畫; John Whorrall 著色, 2002。

看看其中一個社群，內中有一些極其奇怪的生物。它們不是巨大的。寒武紀海洋中的抹香鯨巨人是奇蝦(28)，它是捕食的節肢動物，有一些有趣，類似觸角的天線，它遊來遊去，是海洋中最大，最難看的東西，只有這麼大。

在寒武紀的海洋潛泳，不必擔心白鯊魚。你實際上是最大，最卑鄙的東西。這是有趣的觀察。在化石的歷史，一次又一次見證生物從小到大。開始時體積小，壽命短，每一代的時間短，後來變大，長壽和每一代的時間長。

這不是說大生物取代小生物，而是大生物加進來。就像社群最初由小生物主導，而且持續存在，但會演化出大生物。這就是後來開始發生的過程。



這些海洋中有一些東西到處亂跑，現在沒有了。當時有三葉蟲，極爲令人費解的動物。這是歐巴賓海蠍 Opabinia [163]，皮博迪博物館館長 Derek Briggs 最喜愛這些動物。英國廣播公司有很多這生物游泳和走動的漫畫。Briggs 研究寒武紀社群的形態功能。有興趣的話，可以邀請 Briggs 來演示。歐巴賓海蠍已不存在，但還是有類似的生物存在。

這是曳鰓蠕蟲(8)[164]，目前還有曳鰓蠕蟲，外形看起來差不多。現在可算是活化石。





這是甲狀蟲[165]，今天還生活在澳大利熱帶雨林，而不是生活在珊瑚礁。

163 歐巴賓海蝎（圖片取自維基百科）
164 曳鰓蠕蟲 Ottoia http://park.org/Canada/Museum/burgessshale/NK24.GIF
165 現在的甲狀蟲(Onychophoran) http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/_0_0/cambrian_16



寒武紀至少有三個軟體動物綱，有石鱉，蝸牛，魷魚，章魚和菊石。環節動物最大的組群是多毛綱[166]：最熟悉的可能是貧毛綱的蚯蚓。多毛綱有四十三科，這頗爲主導的組群已在大海生活了五億五千萬年。


167


168


169

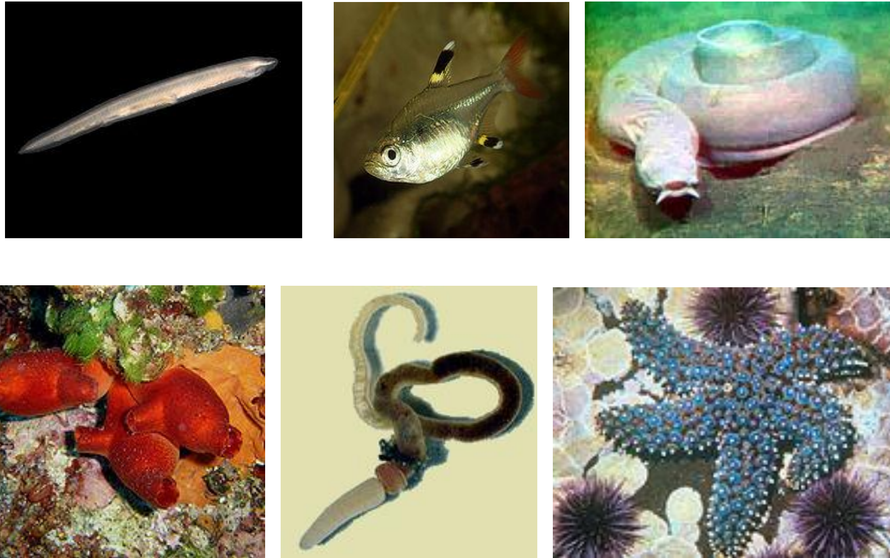

170

開始有節肢動物，例如三葉蟲。螯肢動物就是馬蹄蟹，蜘蛛和它們的近親。也開始有一些甲殼動物。現存的腕足動物例如有海豆芽。在馬來西亞珊瑚礁潛水，會看到很多腕足動物。世界各地的深水區都有腕足動物，但很長一段時間數量已逐漸減少。



棘皮動物[171]

166 多毛綱 http://www.handbook.unsw.edu.au/images/userimages/SCI/BIOS2031.jpg
167 腕足動物化石(*Platystrophia ponderosa*) （取自維基百科）
168 馬蹄蟹（取自維基百科）
169 蜘蛛（取自維基百科）
170 Lampshell 海豆芽(http://www.gulfspecimen.org/catalog/specimens/PhylumBrachiopoda.html)
171 http://www.dnr.sc.gov/marine/sertc/web_echinoposter.jpg



脊索動物：文昌魚　玻璃彩旗　盲鰻　海鞘　柱頭蟲　海星（取自維基百科）

還有棘皮動物。棘皮動物很有趣，因爲它們是脊索動物的姊妹群，這意味著脊索動物在當時已偏離棘皮動物，但沒有形成化石。早期的化石有文昌魚，這細小，一英寸長，半透明，類似蝌蚪和魚的脊索動物，就是脊椎動物的祖先，但可能不會形成化石。棘皮動物是兩者偏離的最好手上證據。

棘皮動物曾經有爆發性的擴散，形成許多「綱」，包括海星綱的海星；海參綱的海參等等。時至今日，棘皮動物還有六，七個綱，但在寒武紀時大約有二十五或三十個，大多數已經滅絕。S.M. Gon III 彩圖有許多生物是已經滅絕的棘皮動物。



五億五千萬至五億年前，動物界在寒武紀有大爆發。植物界非常不同。植物的多樣性是非常穩定，演化更有節制。植物較遲登上陸地，主要群體較後才到步。動物群體全都源自海洋，但植物的多樣性大多源於陸地，因此植物不得不登上陸地。

約四億年前，泥盆紀的化石記錄出現了蘚類和蕨類植物。裸子植物實際上有三億五千萬年歷史，例如松樹，冷杉和它們的近親；它們在早石炭紀出現，一直到今天還在演化，變得更多樣化和複雜。有一些可識別的裸子植物有三億五千萬年歷史。[172]

開花植物在什麼時候演化，取決於是研究分子或化石。分子研究表明這可能是在二億至三億年前的石炭紀至二疊紀至三疊紀。有人不相信。真正確鑿的證據當然是化石，這大概是在晚白堊紀。化石記錄有七千五百萬年的被子植物。

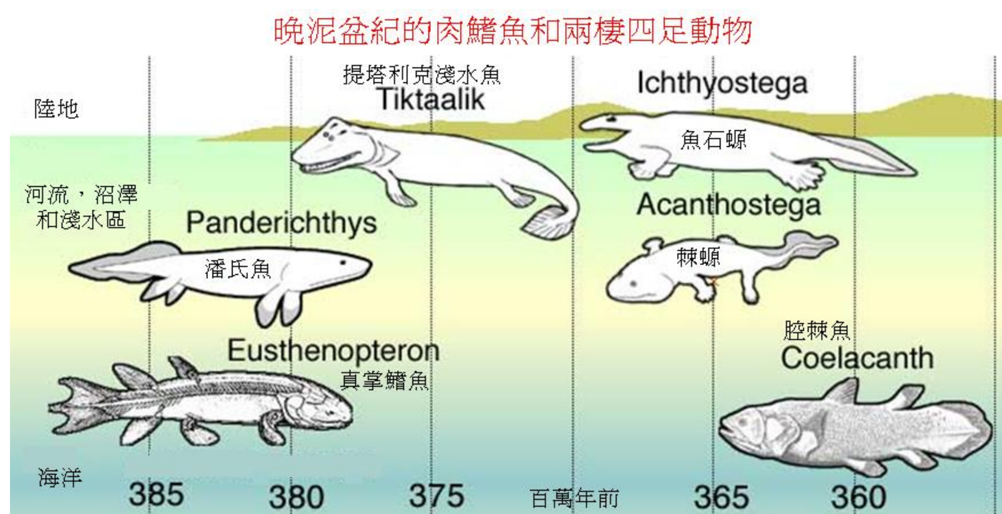
[172] Ernst Haeckel 所著 *Kunstformen der Natur*《自然界的藝術形式》的苔蘚植物插圖（取自維基百科）



陸地上的第一株植物有可能是苔。圖片是葉狀苔，看來頗像是潮間帶常見的藻類，結構與海洋藻類也很相同，只是爲了適合在陸上居住而改變。

登上陸地，要有以下的裝備。動物要有不透水的皮膚。要在陸地上行走，需要肢體，因而要有肩部和髖部的支持。想在陸地生殖，而不是在水中（當然，現在還有很多兩棲動物是這樣做），就要有不會乾燥的卵子，要有外殼和羊膜。這基本上在兩棲類中發育而成，然後四足動物也有了。

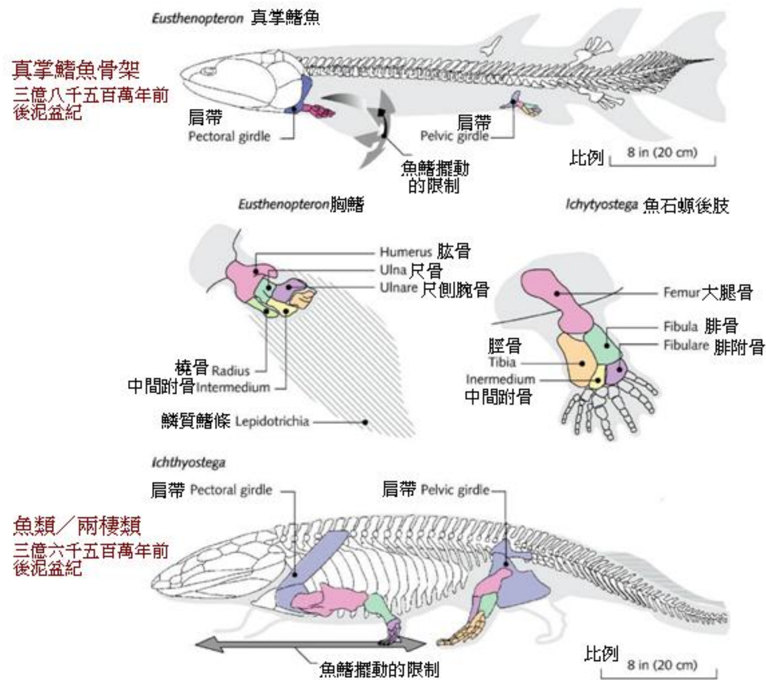
植物要有不透水的葉子。這意味著要發明製造蠟質角質層的生物化學和發育生物學。要有氣體交流的手段，所以不得不發明氣孔，氣孔調節二氧化碳和氧氣的進出。還需要有根，抗病孢子，最終還要有種子。要登上陸地，就有這麼多的東西要演化出來。這是重大的事件，複雜，又花時間。



看看登陸的脊椎動物。圖片是一些晚泥盆紀的肉鰭魚。這小組群似乎已出現了與腔棘魚（源自肉鰭魚）有關連的四足動物。真掌鰭魚實際上是中上層魚類，不是在乾涸的潟湖爬來爬去，似乎是在大海中游泳。

真掌鰭魚有四足動物肢體很不錯的開端，骨架看來有一些結構性元素是生物登陸需要的東西，可能是爲在另一環境的其他原因而延伸適應；一些在早期演化中爲了其他原因發生的事物，其後可能被選上和用於登陸。其他的是一些近親。

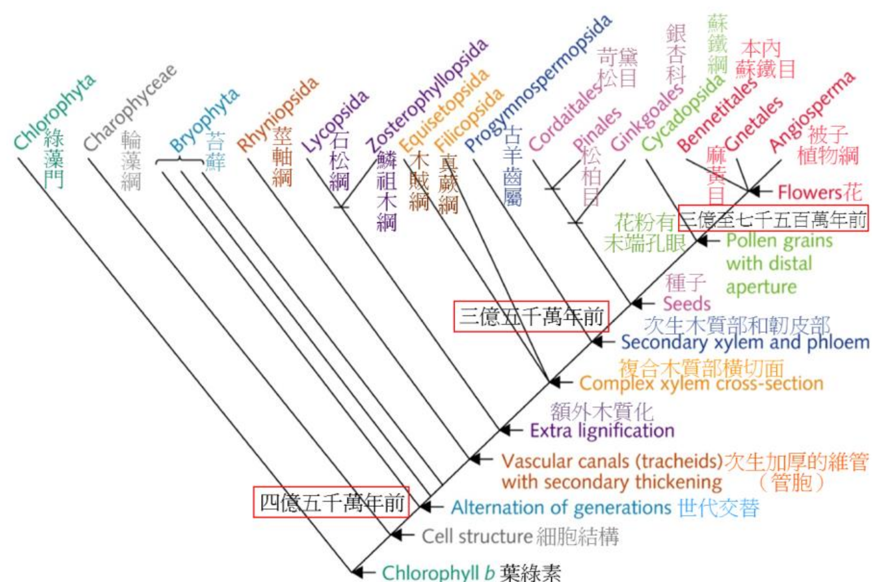
約三億六千萬年前的化石可以看到腔棘魚，今天在馬達加斯加可潛水的地方也見得到，是很好的活化石。下圖是在加拿大魁北克省 Miguasha 找到的三億八千五百萬年真掌鰭魚骨架。這是中上層魚，可以看到後肢有許多可識別的脊椎動物肢體元素。



中間左圖是真掌鰭魚胸鰭的放大圖，似乎有肱骨。下方是魚石螈。這東西是魚類和兩棲類之間的過渡形式，大概在晚泥盆紀，是在二千萬年之後。魚石螈通常來自格陵蘭島東部，那裡有化石。魚石螈已經有了脊椎動物肢體的大部分元素。

這一切在游泳的環境中發生。這傢伙在淺水中爬來爬去，但作爲成體不能支撐自己；肩帶和臀部腰帶不夠結實以支持動物成體在陸地上真的行走，但幼體能做到。

因此，也許登陸的第一階段可能是小孩四處探索，然後回到水中，長大成爲成體。父母不能進入新棲息地，因爲沒有強大到足以支撐它們的四肢。我認爲這想法很不錯。可能是一如電腦，年輕一代向年老一代展示如何天天向上。



看看植物的擴散，約在四億五千萬至七千五百萬年前這段時間，已經有相當穩定的步伐逐漸取得一系列成爲植物的主要元素。葉綠素 B 是相當古老，可能已經有十億至十五億年的歷史。植物細胞結構可能在十億年前已經有現在的水平。世代交替，單倍體／二倍體後代，已是由來已久。



真苔　石松（取自維基百科）



從苔蘚發展到石松，可以看到植物開始發展輸水系統：開始有根和管道，讓水份把營養物質從根部輸送到生長中的結構。

本質開開始發育，到了木麻黃[173]和裸子植物前體時，木質部已相當發達，包括韌皮部，複合木質部和不錯的輸送系統。然後，種子隨著裸子植物演化而成。

裸子植物的擴散。**松柏目**包括松樹和冷杉林等等。**銀杏目**當然是大家熟悉的銀杏樹，這分支只有這一種植物。種子是在那時期發明的。

繼續向前行，來到有末端孔的花粉，然後有了開花植物。被子植物的底層有一些美妙和怪異的植物，時間只容許我提到買麻藤科的百歲蘭。



百歲蘭[174]是只有兩塊葉片的根生植物，葉片可以長到一百或二百英尺長，生活在納米比亞的沙丘。由於沙粒漂移，沙丘越長越大，百歲蘭可以繼續成長，保持葉片長在沙丘之上。一些百歲蘭實際有一百或二百英尺高，但生長在地下，只有這些大樹葉露出沙丘頂部。植物的擴散有許多奇妙的東西。

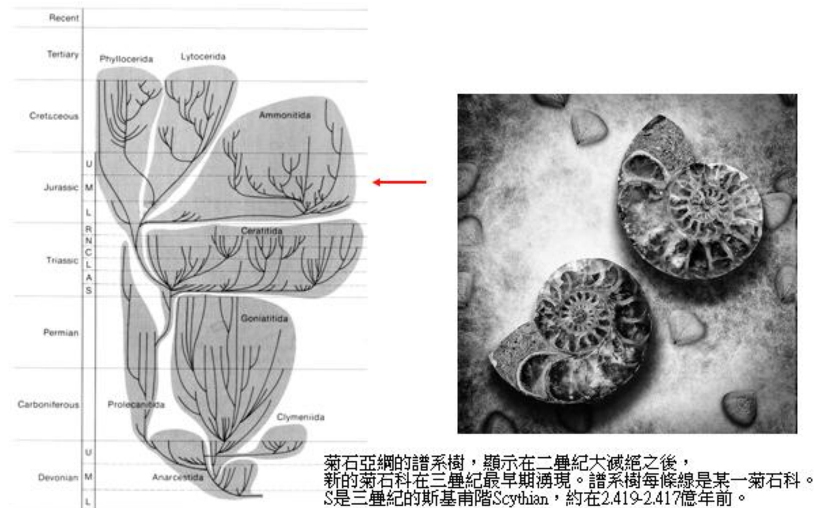
重提兩個基本要點。一些登上陸地的裝備是先在水中爲了其他的原因而開發，然後在登陸時被徵用，脊椎動物的肢體可能是這樣的一回事。植物在登陸後發展出多樣性的大部份，在四億五千萬至七千五百萬年前，持續添加諸如維管柱和傳輸系統等等。

---

[173] 木麻黃 (Casuarinas equisetifolia)俗稱「牛尾松」，不是松樹，是母橡樹的一種。（圖片取自維基百科）

[174] 百歲蘭（取自維基百科）

化石的信息



看看生命史的大格局，看看化石有什麼信息。這是經典信息。菊石有許多不同的「科」。可以想像上圖的灰色葉形部份大概是「目」的層次。

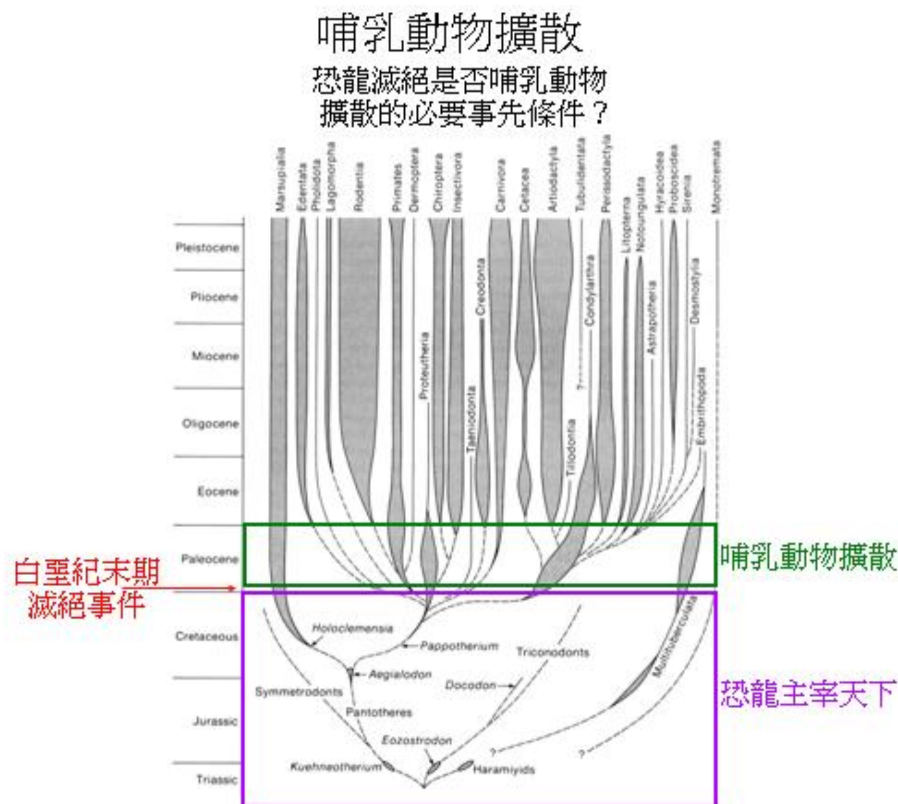
大家熟悉哺乳動物，有蹄哺乳動物就是其中一「目」。鳥類的其中一「目」是信天翁和它的近親。「目」是相當大的群體，包含很多物種。每個「目」分爲很多「科」。

看看有什麼事情發生。泥盆紀末期有大規模滅絕，許多譜系被切斷，只有兩系傳承活下來。這一系有擴散，形成一大堆不同菊石物種和科。在二疊紀末期，它們全都消失。

另一系再次活下來，有兩個譜系，也許三個，經歷了二疊紀大滅絕。其中一個譜系在三疊紀滅絕，另一個有擴散。三疊紀末期有大滅絕事件。幾乎所有菊石再次消失。有一兩譜系活下來，進入侏羅紀，但在白堊紀末期這兩個分支都已滅絕。

眼前所見的是這持續滅絕–>再次擴散–>滅絕–>再次擴散，難怪會質問：「難道這世界是否只能容納這樣多的菊石？是否曾經滿額，然後一掃而空，創造空間讓其他菊石再次擴散？」這模式是符合這種解釋。「一致性」是非常薄弱的邏輯標準，但引人入勝。因此放下不表。

哺乳動物擴散



哺乳動物主要分類群的策略性發生，顯示幾乎所有單胎盤哺乳動物「目」(從貧齒目至重脚目)

在古新世和始新世早期齊齊露面。左邊的時間軸線不依比例。 (取自 Gingerich, 1977)

「一致性」的評論也適用於哺乳動物擴散。首先留意到哺乳動物早在三疊紀開始擴散。如果回到三疊紀，可能不會命名爲哺乳動物，它們是從其他祖先分離出來，像單孔目生物是源自這個時期，大概二億年前。

在那時代，恐龍是地球上有很大優勢的生物，也是最多樣化的四足動物；哺乳動物繼續擴散。以前還有多瘤齒獸類和三錐齒獸類等等，體積較小，快活地活著。然後白堊紀末期有大滅絕事件。陸上一切大於五公斤的生物全被消滅，之後哺乳動物擴散。

恐龍滅絕是哺乳動物擴散的必要先決條件，這想法與前述一致，看起來像是重複菊石的模式：清理地球騰出空間讓它們可以再次演化。這實在是四足動物重複菊石事件。但正如我所說，「一致性」是非常薄弱的邏輯標準；問題是我們在研究地球，而我們沒有複本。

若是能複製這實驗一百遍，每一次看到恐龍滅絕，然後哺乳動物擴散，這多好啊。但樣本只有一個。這是非常有趣的模式，很可能是真的，聽起來有道理，但不能用實驗證明。

有那些組群仍在擴散？看看地球四周，看到什麼？甲蟲仍在勢如破竹。其實我們不知道有多少甲蟲。已命名的甲蟲，我想已經有三十五萬種。甲蟲物種可能有五百萬。

J.B.S. Haldane 是無神論的共產黨員，與坎特伯雷大主教的妻子共進晚餐，她問他：「Haldane 先生，從你的生物研究對創世者的本質有什麼結論？」他轉身對她說：「夫人，創世者過分喜愛甲蟲。」有很多甲蟲，它們還在擴散。

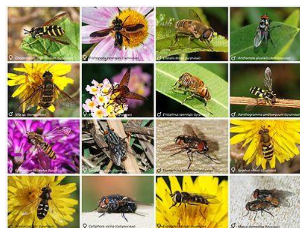
雙翅目包括蒼蠅和蚊子，是年輕的群體，仍在生產新物種。哺乳動物中，蝙蝠可能是生物多樣性最令人印象深刻的生產者；嚙齒動物也是，它們在南美洲繁殖。

如果你作爲哺乳動物學家，想研究最近的演化和仍然在形成物種的生物，南美洲肯定是觀察蝙蝠和嚙齒動物的好地方。

開花植物中，蘭花和草本植物這些頭狀植物[175]的生物多樣性實在令人印象深刻。大約有一萬二千種蘭花。確實數字已經忘記。草本植物有一萬五千種。頭狀植物現在稱爲菊科。

仍在擴散的組群


鞘翅目 Coleoptera（甲蟲）


雙翅目（Diptera）（蠅、蚊）


翼手目 Chiroptera（蝙蝠）



嚙齒目 Rodentia（鼠，松鼠）

[175] 註：頭狀植物：花序形成頭狀，一簇或稠密一叢生長。

 菊科 Compositae（向日葵，紫菀）

 蘭科 Orchidaceae（蘭花）

 禾本科（草）Graminaceae

（圖片全取自維基百科）

譜系學家很忙碌，沉醉於他們的遊戲，爲東西命名。這些分支現正在塡補世界的生命。

滅絕



有什麼東西被消滅了？在伯吉斯頁岩 Burgess Shale 所有那些異國情調的東西一去不返已經億萬年。三葉蟲，菊石，恐龍都不見了。奇妙的舌羊齒目[176]是侏羅紀的舌蕨類，看起來像舌頭。

有一個好故事。約一千萬年前，當南美洲經巴拿馬地峽連接北美洲，一幫北美流氓移居南方，穿越巴拿馬地峽，把南美洲的東西全吃得光光。

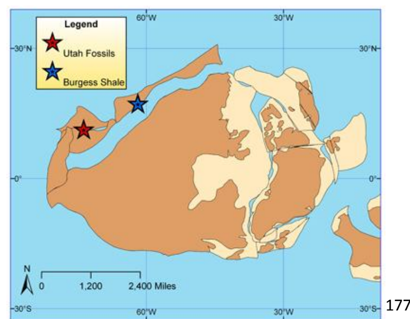
這幫流氓是美洲獅和狼這樣的傢伙，吃光了南美洲的有蹄類哺乳動物。有一些生物從南美洲來到北部；負鼠和犰狳紛紛北上，但主要的是生物向南遷移。南美洲在中新世和上新世的化石動物群，已經永遠消失。

在過去一萬年，世上的鳥類有 25 至 35%已經滅絕，大部分是在太平洋島嶼。非洲以外的更新世巨型動物，大部分已消失。想看看更新世的情景，去非洲的國家公園，一萬年前的北美洲看起來就像是這樣；當時有 300，400 磅重的海狸，比非洲獅子壯大的北美獅子，當然還有猛獁象和披毛犀牛等等。很多這些東西已經消失了。

176 Glossopterids. http://www.adonline.id.au/plantevol/images/glossopteris_late_permian.jpg

另一方面，我們可能永遠不會深夜夢中驚醒，一身冷汗，擔心恐龍滅絕，不能再見到它們。一些鳥類學家了解世上瀕臨滅絕鳥類的近史，可能偶爾在凌晨醒來，一身冷汗，擔心它們都不見了。

很多這些東西已經是皮博迪博物館抽屜的古老，塵封的化石。我們以上談論的是世上已消失的世界和完整社區，因揮霍而消失，耀眼的擴張；這些都曾經創造了充滿著地球的生命，然後生命消失。99%已經消失，我們只看到餘下的極小部分。這實際上是生命的事實，無需情緒反應，只要留意到有這樣的事情發生。



[177]



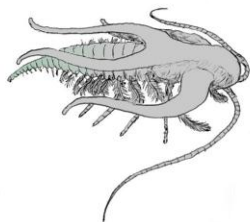
回到一個已消失的社群：伯吉斯頁岩 Burgess Shale。頁岩大概有五億五百萬年的歷史，寒武紀晚期。頁岩在北美大陸西部邊緣，東部是是魁北克，北部加拿大。當時這是在赤道以南，還沒有連接到南美洲或亞洲。今天的伯吉斯頁岩，海拔約兩公里，大概 8000 英尺。地質學家拿著伯吉斯頁岩化石，看起來像是三葉蟲。

五億五百萬年前，在大陸西部的懸崖峭壁邊緣有淺水區社群，懸崖上的沉積物偶爾掉下來，埋葬了這些生物；頁岩就是這樣的結構：滑坡掩埋了很多東西。



[177] http://www.kumip.ku.edu/cambrianlife/Source%20Files/Cambrian-Utah-Map.jpg

就是這些東西被埋葬了：曳鰓蠕蟲、歐巴賓海蠍、看起來像巨大食肉動物的奇蝦；要記住當時在海洋中最大的生物是在後面巡戈這傢伙，只有這麼大。



在頁岩找得到的動物，最豐富的是是 Marella splendens，一種原始節肢動物，有多於一萬五千個不同品種。原始節肢動物，可能是三大海洋節肢動物群任何一個的祖先：甲殼，螯肢和三葉蟲。還記得同源異型框基因嗎？甲狀蟲如何變成蒼蠅？這是中間步驟。先要有蠕蟲，開始指定前端節肢形成頭部。

然後有了頭化現象 cephalization。可以看到大多數環節有鰓和腿，但後端部份沒有；它開發了堅硬的外骨骼。這是成爲節肢動物的步驟。我們確實不知道這東西是否甲殼或螯肢動物或三葉蟲的祖先。這剛好是蠕蟲與節肢動物之間的中間形式，真是奇異。



屬：歐巴賓海蠍（不分類歸屬任何組群）

這奇異生物有五隻眼睛，靈活的長鼻連接抓握性刺狀物。1972 年在科學會議首次發表這生物的重組圖形時，大家都以爲是笑話。這看來怪異的重組圖後來得到證實。這生物一直是伯吉斯頁岩動物群的不解之謎。有認爲它是生活在海床的鬆軟沉積物，也假設它利用旁瓣游泳來捕獵。長鼻可以插入海床捕捉小蟲。身體長度可長達三英吋，外加那一英吋的長鼻。

歐巴賓海蠍的外形類似蝦這些甲殼類動物，但沒有重要，可識別的細節，至今依然沒有分類歸屬任何已滅絕或活在世上的組群。

人們無法揣摩出歐巴賓海蠍是那一類的生物。Derek Briggs 立志研究歐巴賓海蠍，知道很多。它似乎與甲殼動物有關連，但同樣可以看出它看起來像是蠕蟲和其他生物之間的過渡形式。這可能是節肢動物之前的某種過渡形式。

演化停滯

以下討論演化停滯和 Cope 法則，我只想稍爲評論這對已完全消失的整個社區有什麼意義。這其實是對當前世界的相對新近的觀點。康涅狄格河谷曾經可能是大西洋的前身，或是大陸上的河谷。當大西洋打開時，康涅狄格河是裂谷，當時有一系列的裂谷湖泊橫跨北美洲東部，從賓夕法尼亞州延伸到大約佛蒙特州。這些裂谷開開合合了幾次。

這些湖泊每打開一次，湖中的魚類又再經歷了一次大型的適應性擴張，好像菊石一樣；然後湖泊封閉，全部魚類死掉；然後再打開，魚類又一次擴散；封閉起來，一次又一次發生。二億年前，這些事件在美國東部時空一次又一次發生。

我們目前身處人爲大滅絕的危機，但地球之前已經歷過了。地質過程導致許多整個社群滅絕，從地球的表面上一筆勾銷，但生命一次又一次又一次重新生成。這是我希望你從化石記錄得到的信息。

演化停滯 stasis 是怎麼一回事？今天在科摩羅群島捕獲的腔棘魚，看起來和三億六千萬年化石記錄的腔棘魚幾乎完全一樣，這是怎麼一回事？今天在澳大利亞收集的甲狀蟲，和五億五百萬年前伯吉斯頁岩看到的幾乎無法區分，又是怎麼一回事？爲什麼會出現演化停滯？

我提到這一點，因爲如果你要寫下一份化石提出的智力大問題清單，這肯定會在每個人的清單。還有其他的，但這是突出的一個。這是全球科學界值得關注的問題，主要由 Steve Gould 提出的。這是他窮一生之力帶來要牢記的信息。

演化停滯基本上描述長時期沒有形態變化，對天擇沒有什麼明顯的反應，似乎沒有演化。這令人費解，因爲我們知道每一核苷酸序列都在經歷突變。



沒有辦法可以停止這些生物產生遺傳多樣性。三億五千萬年來，腔棘魚沒有改變，但在此期間可能它們基因組的每一個核苷酸已經突變。是有改變的機會，但它們並沒有改變。

在這方面的例子包括石松，蘚類、肺魚，腔棘魚，鰓曳動物和帚蟲動物。伯吉斯頁岩有寒武紀的鰓曳動物，離新西蘭不遠的島嶼上依然有喙頭蜥[178]和有甲狀蟲；還有其他例子。



櫛蠶是一種甲狀蟲，是環節動物和節肢動物之間的中間形態。演化停滯有兩個可能的解釋。可能還有其他的，我希望你的工具包至少有這普及的兩個。

演化停滯的一個解釋是選擇論：我們談論的大多數生物，其幼蟲或種子有辦方找到成體會活得很好的環境。因此在生命早期已選擇環境，這實際上是選擇成體面對的天擇壓力。我們看到成體，看不到幼體。

幼體基本上億萬年來已經在地球四周徘徊，尋找成體長大的環境；我們知道海洋幼蟲非常擅長這一點。腔棘魚是深海動物，住在約六百至一千英尺的深水區。這是相當穩定的環境。要看到這如何在石松發揮，有點難度。無論如何，這是一種解釋的方案。

[178] 喙頭蜥（取自維基百科）

這是替代性假設。生物保持不變的理由，是年輕生命的歷史階段找到成體天擇的環境，而成體天擇穩定下來。被選的是中間值。生物沒有改變。

另一方面，截然不同的假說是內在論：基本上是「折衷取捨」創造了穩定的選擇；與其以生態形式來解釋爲何會有長期穩定的選擇，這是以內部的生理或發育理由解釋爲何選擇已趨於穩定。

內在論還有另一部分，另一種選擇：那就是在早期演化和早期發育，關鍵性狀已固定；關鍵的東西已建立。眼睛的發育取決於兩個組織層的關係，此後永遠是神經和血管在視網膜的前面。

如果這些東西在演化和早期發育已設置，這意味著事物已經嵌入發育過程，要改變就會破壞正常發育。

所有這些說法都有正反論點。有些早期發育性狀經歷了許多演化而沒有破壞成體形式。試圖了解如何做到這一切的機制，還有一些實際問題，而我們沒有答案。我只是提出這問題的一些想法。

另一個要牢記的信息是 **Cope 法則**。這也是有兩項答案。我們看到較大的生物，原因之一是中性演化。適應性的擴散創造了小生物和大生物。但上端比下端有更多的空間；因此即使是隨意的，我們看到較大的生物積累越多，只是因爲還遠遠未達到上限。

體積大小的下限永遠是近在咫尺：一個細胞不可能小於一個細胞。而上限似乎是紅木樹，藍鯨；至少在一開始時這還是很遙遠。紅木樹高達一百米，藍鯨長約三十米。所以這是一種可能性。

生物變大，另一原因是共同演化。共同演化塑造了獵物逃避的能力，也塑造天敵殺死獵物的能力。獵物長得較大，可以避免被天敵吃掉；天敵要捕食，可以長得比獵物更大。這是適應性生命史假說，認爲 Cope 法則是捕食者與獵物之間共同演化軍備競賽的結果。

我們還沒有真正擁有強大的方法來解開這兩效果。看看兩者的邏輯不是相互排斥的，可以是同時發生。

化石記錄告訴我們什麼？它向我們展示了很多我們在較短時間尺度看不到的東西。比諸遙遠的過去，我們看到更多近代的細節。看來似乎大滅絕可能爲生存群體的擴散開放生態空間。可能要有滅絕才會有大擴散。

大多數生物從小開始，後來變大。很多生物已經從地球上消失，沒有倖存的後代。化石記錄帶來要記住的信息，實際上也是可以由實驗解釋的一個謎，要交給演化發育生物學家和譜系學家。這個謎就是爲何演化有停滯？這是常見的，但我們沒有答案。

第二十講：共同演化



細讀科學文獻，每星期都有共同演化的奇妙個案，帶著一些美麗的生物學。先看這張美妙相片。這是生活在南非的長鼻蒼蠅，傳播花粉。可以看到蒼蠅已經發育了很長的長鼻，而花朵已經發育了很長的蜜腺[179]。



1892 年，達爾文的蘭花研究著作指出馬達加斯加島的大慧星蘭 *Angraecum sesquipedale* 蜜腺長約一英呎，只有最低的一英寸半充滿花蜜。根據這結構，達爾文「預測」有一種未被發現的蛾幫助這種蘭花授粉，其口器能夠伸擴展到同樣的長度。1903 年，終於發現了長喙天蛾 *Xanthopan Morgani Praedicta*，捲狀口器長約一英呎；學名中 *praedicta* 的意思就是「預測」，以紀念達爾文先見之明[180]。這是**趨同演化** convergent evolution。

有書本提出簡單的替代假說：這不是花和蛾共同演化。蘭花中有一種蜘蛛，吃掉飛進來的蛾，所以蛾演化發育出長長的口器，方便它只是用口器接觸花朵。這是另一種假說，馬達加斯加的蘭花實際上有一些這樣的證據。

南非蒼蠅與不是蘭花的花朵互動的個案，有數據說明事實上共同演化的說法也是成立的。看來就是這麼回事：蜜腺越長，越有可能授粉；口器越長，有更大的能量獎勵—兩個寶貝彼此回饋。

這表明實際上達爾文的本意可能是正確。我也要指出，即使馬達加斯加蘭花有蜘蛛，並不真正意味著達爾文提出他的故事是錯的，只是意味著還有別的事情發生。

課程第一部分談論微演化，第二部分談論宏演化。這一課和下一課結合兩者，談論共同演化和演化醫學兩個領域，微演化和宏演化在這些領域互動，產生一些對事物的解釋。

想一想，也許會看到在幾乎任何合理的複雜或大型生物模式，微演化和宏演化都參與一手。有些事物變化緩慢，有些事物變化快速。

---

179 圖片取自 http://www.animalsandearth.com/entry-point/widget/get-small-photo-file.php?key=fgfEp39MVrx3AjEieprqfk41EsbEEr

180 這一段資料和圖片取自 http://www.cryptomundo.com/cryptozoo-news/darwins-xanthopa/

共同演化 coevolution 在遺傳學的嚴謹定義是這樣的。物種的一個基因有了變化，刺激其他物種的一個基因也起了變化，而這倒過來又刺激第一物種另外的變化；基因之間的互動一直延續。

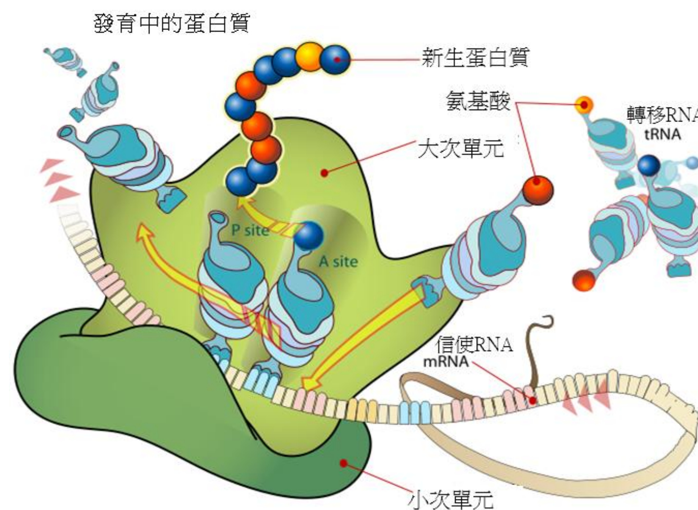
這是共同演化的嚴格遺傳學定義。如果能夠證明，大家都會同意。但很難證明。原因是我們通常不知道涉及什麼基因。我們可以看到表現型，但很難推斷是什麼基因。有些案例是關於棲息在小麥的鐵鏽真菌；其中之一是黑粉菌。所以，這類共同演化有據可查的案例有農作物的病原體。

另一類演化是**系統發育** phylogenetic。緊密相關互動的生物：病原體，寄生蟲，授粉生物以及彼等的宿主；其系統發育樹形圖有相同形狀，這些樹形圖重疊時形狀吻合。

看看病原體和宿主兩者的系統發育樹形圖是否配合，頂端是否相互接觸。如重疊圖形沒有交加，兩個樹形圖就是有同樣的架構；每次宿主通過演化形成物種，病原體也通過演化形成物種。如兩個樹形圖的線路交加，這意味著病原體已經從一個宿主跳到另一個宿主。所以這方法給出共同演化的另一個定義，另一個推斷的工具。

共同適應

在討論共同演化之前，先談談**共同適應** co-adaptation，因爲共同適應實際包含對共同演化頗爲重要的信息。就在生命開始之時，第一批複製生物需要共同適應，以產生運轉良好的超循環；複製生物不得不互相共同適應。在細胞層次，檢視細胞中的關鍵分子，所有這些互動已經互相適應。

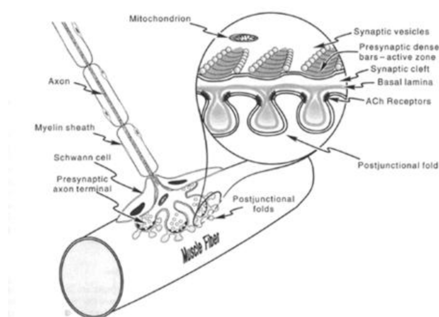


舉例來說，上圖綠色部份是**核糖體** ribosome，進入的 mRNA 看來像彩帶，tRNA 在頂端拉出氨基酸，進入核糖體的反應中心。氨基酸於是緊密並列，酶可以運作把氨基酸連接，然後從傳入的 tRNA 把氨基酸剪下來；tRNA 然後走出去，回到細胞再重複工作；蛋白質就是在這裡發育。

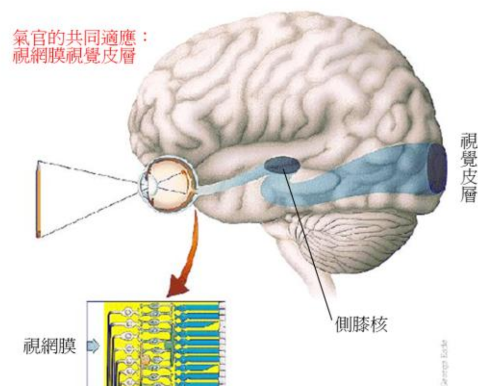
這是核糖體結構的粗略草圖，實際上更爲複雜，核糖體中央有雕刻精美的反應中心。這帶出一個

信息：每一個重要的生化步驟與細胞內的形態結構緊密共同適應，這樣在整個細胞內，形態才能夠匹配功能。

這情況的原因是這些事物處理的反應每秒發生幾千次，積累下來對生物體的壽命有很大影響。若然一生中有五百億次這樣的反應，其中只有 1%的千份一有變化，積累五百億次，最後必然有可觀的結果。在這層次發生的事物，是被高頻率的互動所驅動。一般而言，事物互動的頻率是共同演化的關鍵要素。



在細胞的略高層次，共同適應也在進行。神經纖維軸突有不同長度，因此來自大腦的信號是同時傳到需要協調的物件。電鰻的肌肉已變成蓄電池，連接腦部的軸突長度已修改，在同一時間擊中蓄電池的不同細胞，刺激在在同一時間發出電荷。四、五英尺長的電鰻可以殺死一匹馬，可見儲存電力的威力。能夠有這樣的效果，是因電鰻在同一時間放電。如果是慢慢滲出，不可能殺死一匹馬，或是殺死在南美洲淺水河中探險的博物學家。

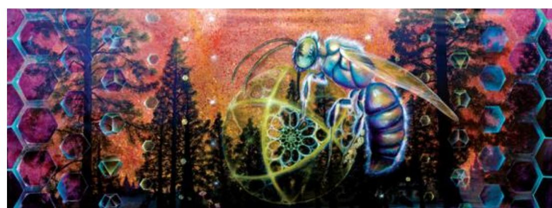


人類大腦大概相同。視網膜和投射到大腦後面的視覺皮層有非常緊密的共同適應。這些連繫是由演化而來，準確在大腦重新創造了外部世界。人體每一器官都是或這或那的共同適應。生物整合依靠各組件的共同適應。

這不是人們想到共同演化時物種之間基因與基因的相互作用，而是基因與基因相互作用以決定這些器官系統。這裡有基因改變，那邊有另一個基因改變。這進程發生在單一基因組，不是兩個不同的基因組。

這不是生物學家通常所指的共同演化。這通常指不同物種的基因組相互調整。我認爲這是隨意的，因爲我們現在設想的生物，是生命演化過程中集結的嵌套層次，就像俄羅斯娃娃的一個蓋住一個。我們現在看到的綜合生物，曾是獨立發展的多個系統；我們現在看到作爲共同適應那一點，嚴格來說實際上是共同演化。

共同演化的第一例：細胞間共生

[181]

談一些**細胞間共生** intercellular symbioses。我選細胞間共生作爲真正共同演化的第一例，因爲這些東西是非常親密的共同演化相互作用。當然可以從線粒體和葉綠體中看到。

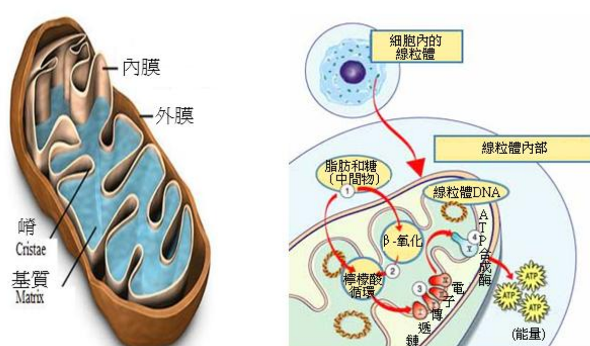
建造珊瑚礁的藻類，其共生情況包含很多美麗的生物學和一些有趣謎題。在所有這些例子，互動的部份是真正有密切相關。細胞間新陳代謝有許多演化。

我認爲這些緊密共生，是生物誕生過程中的真正重大轉變。重大轉變的問題之一：究竟基因傳輸模式是否有改變。在這些例子，獨立的基因組越來越一致；在線粒體或葉綠體這些極端情況，實際上是以相同的傳輸模式作爲宿主的母系細胞核基因體。以前獨立的事物被組合起來。

至少已部分解決衝突，雖然還有這些衝突的痕跡。我之前提到線粒體癌症；線粒體偶爾也會失控。還有酵母的微小突變這些事情，這是線粒體的問題。然後這個或多或少已整合的新單位有了功能。

不同單位各有不同的這種功能，天擇開始在新單位發揮作用。在真核生物形成時，線粒體進來了，就有一個新單位，然後取決於線粒體如何適應核基因組，就會和其他這樣的單位彼此發揮功能；這就是共同演化的過程。

線粒體—細胞質的溝通和協調



線粒體的內部結構

線粒體有各種溝通與協調在進行。以前獨立的紫色硫細菌，細胞膜現在有了內在薄膜，薄膜表面有各種生化機械。

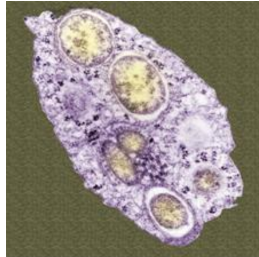
檸檬酸循環在發生，電子沿著電子傳遞鏈走下去，製成三磷酸腺苷(ATP)，在過程中讓少數質子洩出到細胞質，造成氧化損傷。如果擔心吃藍莓和喝石榴汁，這是因爲線粒體洩出質子以及製造了細胞質的過氧化氫，而過氧化氫是高度氧化，可以損害細胞；有很多修理機械處理這問題。

把能量輸送到細胞和把信息和基板輸入線粒體，這過程緊密協調；線粒體膜經大量修改，成爲個

[181] 美術圖片 http://www.aloriaweaver.com/wp-content/uploads/2010/04/symbiosis-art-vigil.jpg

貨物運輸的適當濾網，可進可出。這是共同演化的大規模修改。

例子：Wolbachia



Wolbachia 是很酷的絲蟲內生菌，是細胞質的寄生蟲，生活在節肢動物的細胞質；所以常見於昆蟲和甲殼類動物，亦偶見於線蟲，也似乎能夠進入大樹幹，被稱爲蛻皮動物 ecdysozoa。

站在 Wolbachia 的利益來看，要延續到下一代，必須是雌性；因爲一如其他胞質細胞器，Wolbachia 傳播只有通過卵子，不是通過精子。這造成 Wolbachia 要面對一些問題。如最終成爲雄性，全都死光。所以發展出一些有趣的方法，在一些物種可以誘發單性生殖，方法是把雌性變成無性，讓她只生育雌性下一代。



Wolbachia 進入宿主的卵子，可以把雄性球潮蟲宿主變爲雌性。球潮蟲 pill bug 的學術名字是 Armadillidium vulgare，是等足動物及甲殼類動物，匿藏在潮濕的的落葉和土壤。Wolbachia 進入球潮蟲，有辦法干擾雄性成蟲的性別決定過程和發育，因此任何有 Wolbachia 入侵的成蟲成長後必然是雌性。

這些雌性有極大的生殖優勢，開始在整個種群蔓延。她們無需承擔雙重性別的成本，只生育女兒，繼而蔓延接管整個種群。因爲種群沒有雄性，但仍然是有性生育的物種；球潮蟲在當地滅絕：被自私的細胞質寄生蟲趕盡殺絕。

有一些球潮蟲種群的反應，不是全部，是相當聰明：削掉決定性別那部份的細菌染色體，把它納入細胞核和拼接到本身的一個染色體，因此自私的決定性別因素有了垂直傳播，無需理會造成這問題的其他細菌基因組。

這些聰明球潮蟲的唯一關鍵任務，是拿走決定性別的那部分，拼接到本身的核基因組，這過程我們並不真正了解。我們可以觀察到在一些種群中，情況至今依然。

這意味著衝突已被刪除，至少是決定性別的因素已被刪除，因爲這是在細胞核之內，通過雌雄兩性垂直傳播。因此，衝突消失，一段時間後重新建立 50:50 的性別比例，因爲有了一個新的性染色體。

一段時間內有三個性染色體，而不是兩個，所以性別比例有一點混亂。然後穩定下來，回到 50:50 的性別比率。然後受到 Wolbachia 感染，又重新開始。在某些情況下，把球潮蟲的基因組排序，可以找到四，五個性別決定的基因片斷已變成化石。這是有趣的共同演化過程。

Wolbachia 通過細胞質不親和令果蠅生殖隔離，即是只能與感染 Wolbachia 的果蠅交配，才可以繁殖下一代。所以 Wolbachia 是生化天才，也是發育天才，學會了如何操縱宿主的性比例和交配成功率。底線：它們沒有被「馴化」。

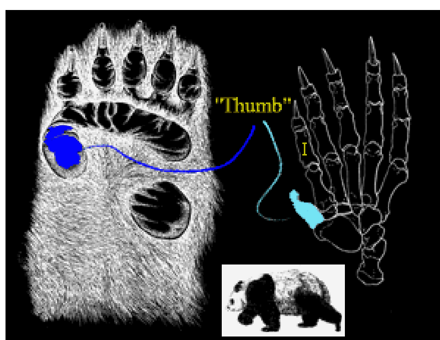
共同演化

回頭看看線粒體開始進入真核譜系，頗爲有趣。這是否在十五億年前發生？可能是。要花一些時間來解決衝突，線粒體才真正融入到真核譜系。

談到基因組相互作用的整體過程，我提到互動的頻率很重要。除非彼此互動非常頻繁，否則兩種不同物種不會有緊密的共同適應。如彼此只是偶爾互動，那麼在相互作用之外有很多具成本效益的事情在進行，把互動特徵調整至其他方向。因此，必然要有非常穩定和持續的進程才導致緊密的共同適應。所以，頻率是重要的

當然，互動必然影響繁殖成功。此外還有相對演化潛力的問題：那一方有更大的種群規模，較短的世代時間，更多遺傳變異？這些事情肯定有助決定結果。稍後我會提到紅色女王的問題。

因此，有一些生態互動是有利於共同演化和專業化。寄生蟲與宿主的相互作用（尤其是在通常情況下整個生命週期都是在一個宿主體內完成），植物與食草動物、食肉動物與獵物的相互作用；後兩者是相當狹窄範圍的物種成爲食草或食肉動物的口糧。



大熊貓的僞拇指[182]


艾草榛雞[183]

大熊貓只是吃竹子，因此大熊貓演化出第六個附屬肢體：僞拇指，幫助處理竹筍。艾草榛雞是食草動物，只吃艾草；而艾草內有很多可怕的生化成份。要是一個星期只進食艾草，會病得淹淹一息。但艾草榛雞吃得好，活得好；可能是細胞色素 P450 這種酶改變了致病植物的性能。



南非鬣狗[184]專門食用螞蟻和白蟻，是唯一的食物。嬰兒土狼吃母乳長大。我的朋友 Tim Clutton-Brock 目睹了土狼斷奶過程：母親試圖

---

182 http://www.athro.com/evo/thumb.gif

183 http://www.voiceforthewild.org/images/sage_grouse_protection_clip_image002.jpg

184 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Proteles_cristatus1.jpg/300px-Proteles_cristatus1.jpg

說服孩子不吃母乳，轉吃螞蟻。寶寶不開心，螞蟻不好吃，可憐的孩子沒有意識到，以後一生都只是吃螞蟻。這是真正的專業化。

互利共生

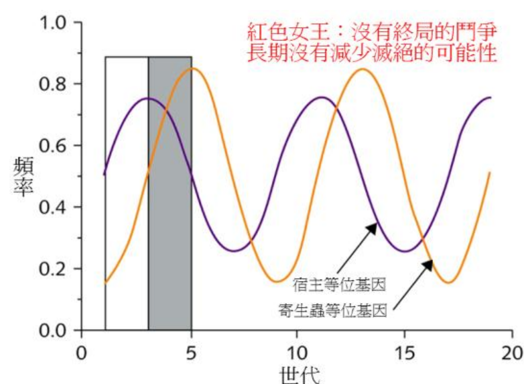
另一個有利於專業化的互動是**互利共生** mutualism：帶來好處的互動，對雙方的繁殖成功都有良性影響。在全部或大部份的生命週期，這些生物親密接觸。互利共生是有趣的自然歷史，也傳達雙贏局面的信息，演化不總是競爭。雙方都從演化得到好處，也因爲如此互動得更好，最終構成互惠的關係。

相對演化潛力基本上取決於首先是世代時間，第二是性別模式。有性生育夥伴的演化快於無性，因此有更多遺傳變異，互動特點演化得更快。在一定程度上可以預測共同演化過程將如何發生。

紅色女王

現在討論**紅色女王** Red Queen。典故來自 Lewis Carroll 的《愛麗絲鏡中奇遇 *Through the Looking Glass*》。這概念是說沒有終局的鬥爭，結果是長期而言沒有減少滅絕的可能性。

以下是紅色女王過程的例子，實際上還有不少。這是宿主與寄生蟲的互動。宿主與寄生蟲都有大致相同的世代時間。



互動的等位基因決定寄生蟲如何對待宿主，以及宿主如何抵制寄生蟲。事情是這樣的：當某宿主等位基因上升至高頻率，橙色的寄生蟲等位基因可以猛烈攻擊，宿主進入易受寄生蟲攻擊的狀態，因此寄生蟲等位基因的頻率增加。

但是，因爲寄生蟲等位基因殺死許多宿主，宿機等位基因的頻率下降。頻率下降，宿主較爲不容易受到攻擊，寄生蟲等位基因的頻率因而下降。這兩種情況有時間滯後。只看看兩三代。白色長方形的宿主沒有問題，灰色長方形的宿主有問題，因爲專業寄生蟲的頻率已超過 50%。



Leigh Van Valen[185]是芝加哥大學的古生物學家，他在 1973 年提出紅色女王假設。他聲稱不只是宿主和寄生蟲，其實地球上所有生命實際上陷入共同演化的網絡互動。他的證據是長期滅絕速率是穩定的。看看顯生宙，看看過去五億五千萬年，某一物種在一段時期內滅絕的機率一直大致保持不變。

[185] Leigh Van Valen（1935 年 8 月 12 日至 2010 年 10 月 16 日）http://lifeinlegacy.com/2010/1016/VanValenLeigh.jpg

有些許證據指出也許物種壽命比以往稍長一點。籠統來說，這說法是正確的。在過去五億年，物種存活沒有好轉的跡象。因此，在某種意義上，我認爲他的說法可能是正確。每當地球上一個物種試圖佔上風，其他一些物種會追上來。



紅色女王一詞源出 Charles Dodgson（筆名 Lewis Carroll）的《愛麗絲鏡中奇遇 *Through the Looking Glass*》。愛麗絲是棋盤上的棋子。在這心理遊戲，愛麗絲要衝到棋盤另一端，

旁邊的紅色女王對她說：「愛麗絲，在這個遊戲，你要拼命跑，但只是沿地踏步。」這是惡夢，你盡可能跑得快，但寸步離行。Leigh Van Valen 這樣比喻演化：各人都在拼命跑，但只是沿地踏步；長期而言，生物的適應能力沒有改善。

共同演化的一些成果

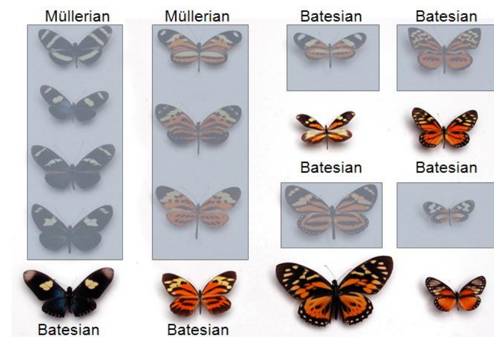
給大家介紹共同演化的一些引人注目成果。蝴蝶擬態，造礁珊瑚，切葉螞蟻和牛瘟。各自表達不同要點，都涉及一些令人震撼的自然史。先看看擬態和模型。

順帶一提，這些都是 Peabody 博物館的藏品。喜歡蝴蝶，可以和博物館的無脊椎動物館館長聊聊，他可以讓你看到成千上萬的美麗蝴蝶。Charles Remington 是以前在這裡的偉大蝴蝶生物學家，他是 Vladimir Nabokov 的好友。Nabokov 不僅寫了《洛麗塔 *Lolita*》，也是鱗翅類昆蟲學家。博物館有一些 Nabokov 的藏品，但我不知道下圖是否來自 Nabokov。



馬達加斯加蝴蝶沒有任何模型，這些物種的雄性和雌性看來是一樣。穿越非洲，會發現不同地方有不同的難吃模型，雌性蝴蝶會變成很像這些難吃的模型。視乎身處非洲何處，這些蝴蝶已演化爲這些其他形態。

這不是簡單的，需要大量的基因才可以把這些轉變成那些類似的東西。這些都還是同一物種，雄性的面貌依然如故；在與近鄰的比賽中，要有一大堆的協調變化，才可以從這樣變成那樣。實際情況是這些基因被拉在一個染色體，變成倒轉的超級基因複合體，不能重組，並且作爲一個整體被繼承。

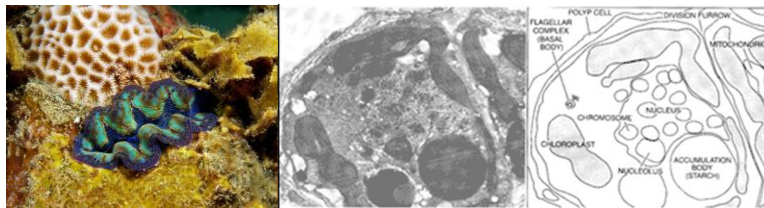


Mullerian 擬態是另一過程：不好吃的東西演化爲彼此相像。爲何如此？有什麼優勢？基本上是要盡可能讓天敵學會這樣的東西不好吃，從而降低無妄之災的錯誤率。

這些南美洲蕉蝴蝶棲息在百香果的藤蔓。南美洲不同品種的百香果有很大的輻蓋面，這些蝴蝶在不同品種的百香果產卵；有重疊的話，不同物種演化成彼此極爲相似。

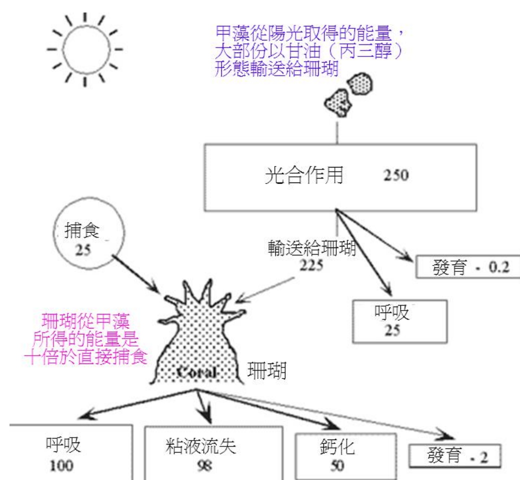
圖片有 Mullerian 擬態和 Batesian 擬態。Mullerian 擬態全都不好食，難以入口；Batesian 擬態是模擬所有這些討厭的模型。

這些都相當精確的修改。我的意思是，如果修改到這個地步，困惑的博物學家要花時間才可以確定眼前的是擬態或是模型，要真正了解它們形態的詳細資料，這意味著天擇已經精確調整身體每一部分，使擬態看來像是真的模型。





蟲黃藻 zooxanthellae 屬甲藻門，與珊瑚有緊密的共生關係。大蛤蜊的唇部也有蟲黃藻。大蛤蜊和珊瑚都在養殖藻類。藻類進行光合作用，把光合產物交付宿主。黑白右圖可以看到藻類的葉綠體正在生產光合產物和積累的澱粉質。它們的關係是這樣的。甲藻的葉綠體有多層薄膜，這是在演化時代中有三、四次攝入事件的後果。



甲藻通過光合作用產生的能量有 250 焦耳，225 輸送給珊瑚；0.2 用於發育，25 用在呼吸。這已是幾乎完全馴化。數百年來，爲了人類，豬農一直試圖讓豬隻有這樣高效；從珊瑚的觀點來看，珊瑚已使得這些甲藻轉變成爲無比高效的能量轉換機器。

珊瑚有觸角，捕食浮游動物和其他東西，但只取得約十分之一的能量；大多數能量來自光合作

用。珊瑚只把一點點能量投入發育，大部份用於骨骼鈣化，小部份因爲呼吸和進食時產生的粘液而流失。珊瑚從共生海藻得到的能量，是十倍於直接進食。煩惱的問題這是造礁珊瑚水深不多於二十公尺。水深超過二十公尺，藻類沒有足夠光線。

這個瘋狂體系有一難題：每一代的嬰兒珊瑚都要自行找到藻類，藻類物種是獨立存在，實際上是令人難以置信極爲靈活的表現型，有自由生活的形式，有馴化的形式，兩種形式都可以繁殖。

有趣的是從藻類的觀點來看，自由生活的形式是「源」，而馴化形式是「匯」；很難明白珊瑚如何操控藻類。兩者必然有某種耦合的循環，珊瑚的情況可以反饋到自由生活形式的藻類，否則不可能有這樣緊張的適應。每一代珊瑚都要重新馴化。



說一個宏觀演化，共同演化的故事。這些切葉蟻很利害，蟻穴足足有三、四英尺高。在熱帶雨林中，切葉蟻把蟻穴之上的樹葉全部切割清除，直達樹冠層。就好像森林有一口井，高度有 200 至 250 英尺，沒有樹葉的一口井。

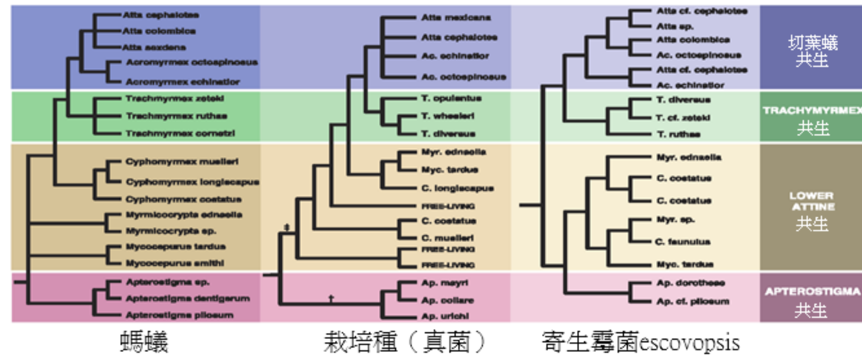
螞蟻把切割的樹葉帶回地下蟻穴，咀嚼後餵飼一種真菌。切葉蟻馴養這種真菌已經有五千萬年。人類只是在一萬年前才想出如何馴化小麥。切葉蟻是第一代農民，珊瑚可能較早一些。

切葉蟻以複製 DNA 求培育真菌。蟻穴中的真菌無法有性繁殖，似乎自被馴化後一直是無性繁殖。這是單一作物。在人類農業中，單一作物極爲易受植物疾病感染。整個大陸只有單一小麥株系，單一高粱株系，或單一甘蔗株系，不是好主意；病原體會演化進入單一種作物基因型，以流行病形式橫掃一切。因此，農業有混合基因型才是好主意。

切葉蟻不是這樣。另一種真菌病原體可以進入蟻穴，攻擊被馴化的真菌。爲了打擊外來的真菌，切葉蟻培育細菌以防禦入侵的真菌，並且已經演變出特殊的形態袋來攜帶這種細菌。

細菌的世代時間很短，因此共同演化有時間的軍備競賽。細菌演變比入侵的真菌演變得一樣的快或更快。切葉蟻不但馴化了食物供應者，還發明了醫療服務系統，以保持健康，還有藥店。

蛹蟻和真菌共同形成物種



Currie et al. 2003. Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. Science 299: 386-388.

看看這系統的宏演化[186]，從左至右是螞蟻，真菌和寄生霉菌的系統發育。雖然這不是絕對準確，但相當吻合。大致來說，如樹形圖某一點有分支，這分支適用於三個範疇，不是完全匹配，但相當接近。這是了不起的體系。

Ulrich Mueller 是美國德州奧斯汀大學的教授，他參與研究和合著這篇文章。他來到本校並主持客席講座。我問他：「你怎麼會研究這體系？」他說：「嗯，大約二十五年前，我參加哥斯達黎加的在職培訓。閒著無事，我們玩問答遊戲。我的問題是關於切葉蟻。」這就是他的職業生涯。問答遊戲有深刻的影響。

人類文明中最重要的發展之一就是持續農業的出現。但是，人類並不是第一個知道持續農業的——切葉蟻擁有這項技術已長達 5 億年。正如農業使人類成爲主導物種一樣，它也使切葉蟻成爲佔主導地位的食草動物，並使其成爲自然界最成功的社會性昆蟲之一。

《今日微生物》（*Microbiology Today*）11 月份一期的一篇文章指出，切葉蟻有一套完善的機制來保持棲息地無害蟲，這項技藝連農學家都自愧不如。

切葉蟻將新鮮的樹葉放在棲息地的特定地方，以長出可供食用的蘑菇。切葉蟻會經常更換新鮮的樹葉，並將不新鮮樹葉轉移至遠離群落的一個特定的“垃圾站”。切葉蟻還有“薅草”的能力，一旦發現一個病原微生物，它們就會馬上徹底搜查整個棲息地。當切葉蟻找出這些病原微生物，就會把它們丟在特定的“垃圾站”的地方。

“由於切葉蟻生活在土壤上，它們會受到各種病原微生物的威脅。事實上，許多切葉蟻群落都會有病原性真菌的過量繁殖，最終導致群落的毀滅，”美國威斯康辛大學麥迪遜分校（University

[186]借助圖片溫習生物的分類，從高級到低級。動物界 Animalia→節肢動物門 Arthropoda→昆蟲綱 Insecta→有翅亞綱 Pterygota→膜翅目 Hymenoptera→細腰亞目 Apocrita→蟻科 Formicidae→260+屬（Trachymyrmex, Lower attine 和 Apterostigma 是培養真菌的其中三個屬）→16000+物種

of Wisconsin-Madison）的 Cameron Currie 教授指出：“研究人員已經顯示了切葉蟻棲息地受病原性真菌感染的情況，蘑菇全部殺死，並使整個棲息地受到致命的破壞，正如雜草和害蟲破壞人類的花園一樣。”

研究人員觀察發現，工作型切葉蟻的身體上具有蠟狀物質。但是，顯微鏡下的觀察顯示這些物質並不是蠟，而是細菌！這些細菌是高 G+C 含量的革蘭氏陽性細菌，能夠製造人類所使用的 80%以上的抗生素。這些細菌能夠產生抗病原性真菌的化合物，從而阻止它們對切葉蟻棲息地的破壞。這是在人以外發現的首例以細菌產生的抗生素抵抗病原菌的現象。

“我們實驗室的研究揭示了細菌和真菌間的一系列有意思的特徵。這些細菌似乎能特異性抑制病原性真菌，”Currie 教授指出。

切葉蟻和蘑菇以及切葉蟻與身體上的細菌之間是互利共生的關係。相互作用的個體如果都能從相互作用中受益，那麼它們就是共生關係。在切葉蟻和蘑菇的共生關係中，切葉蟻從蘑菇處獲得食物，而蘑菇則可以獲得持續的食物來源，以及被保護，不受環境和致病害蟲的侵擾。這種共生關係是非常緊密的，以至於一旦失去這些蘑菇，切葉蟻群落將會滅亡。

那麼，爲切葉蟻提供殺蟲劑的細菌又可以從切葉蟻那裡獲得什麼呢？“細菌可以獲得食物。種蘑菇的螞蟻的許多物種的身體上都有隱窩，共生的細菌可以在這裡生長。科學家認爲切葉蟻通過與這些隱窩相連的腺體爲共生細菌提供食物。同時，共生細菌還可以獲得安全的生活環境，以避免土壤或其它生存環境中激烈的競爭，”Currie 教授實驗室的博士後 Garret Suen 指出。

“有趣的是，切葉蟻、共生細菌及病原菌之間相互作用的結果，有時會是病原菌獲勝。這種相互作用被比作細菌和真菌間的化學‘軍備競賽’，一方擊敗另一方的同時，新的化合物也產生了。這時，我們就可以開始瞭解遺傳學水平的化學戰爭，而且，自然界的這種相互作用很可能比想像中還要普遍，”Currie 教授指出。

那麼，切葉蟻是如何與蘑菇及細菌形成共生關係的呢？這一點暫時還不清楚。Currie 教授和 Suen 博士希望通過新的先進的分子及遺傳學技術，如全基因組測序，獲知這些共生關係是如何形成的，以及這種相互作用是如何使切葉蟻成爲種蘑菇能手的。

譯文轉錄自：http://www.lifeomics.com/?p=19596 陽陽/編譯

原文檢索：http://www.sciencedaily.com/releases/2008/11/081117082048.htm

人類在 20 世紀才學會使用第一種抗生素——青黴素，而螞蟻早就把天然抗生素當做農藥來用了。英國一項新研究顯示，螞蟻還懂得“聯合用藥”，同時使用多種抗生素。

英國科學家研究的這種螞蟻叫做頂端切葉蟻，生活在中美洲、南美洲和美國南部，它們會用牙

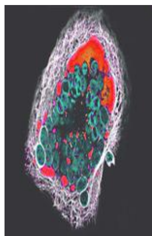
切下小塊樹葉當做原料，種植真菌爲食。由於“作物”品種單一，螞蟻的真菌“農田”容易受病害侵襲，比如黴菌感染。

此前研究人員發現，切葉蟻會利用其體內細菌製造的抗生素來抑制真菌“農田”裡的病菌，就像人類用農藥清除農田裡的害蟲和雜草。不過，此次研究首次發現螞蟻會聯合用藥。螞蟻很少遇到病菌抗藥性問題，聯合用藥有可能是原因之一。

英國東英吉利大學日前發佈公報說，該校研究人員從加勒比島國特立尼達和多巴哥收集了三個群落的頂端切葉蟻，分離出其體內製造抗生素的細菌，並發現這些螞蟻會將多種抗生素結合起來使用，很像人類治病時的聯合用藥方法。

通過這項研究，科學家還發現了一種新型抗生素，與臨床上經常使用的“制黴菌素”相似，這將有助於研發新的抗生素藥物。

轉錄自：生物谷。新華社黃堃報道



最後是牛瘟 rinderpest。這例子指出如沒有演化，會是什麼一回事。這是牛瘟病原體，這病毒攻擊牛，水牛，大羚羊，長頸鹿，非洲羚羊，疣豬和非洲野豬，都是有蹄類哺乳動物。牛瘟攻擊哺乳動物樹形圖的一個分.



1750 年代，牛瘟在荷蘭肆虐[187]

牛瘟在亞洲演化，通過人類反復入侵歐洲。亞洲和歐洲曾接觸這種疾病，有牛瘟的演化經驗，但是非洲沒有。牛瘟進入非洲，可能是經意大利人帶到索馬里蘭，或是 Gordon 將軍解救喀土穆時

187 http://www.foodsecurity.ac.uk/assets/images/general/rinderpest-in-netherlands.jpg

帶來一些俄羅斯牛隻。牛瘟在 1880 年代到了非洲，因爲歐洲人帶來牛隻。至 1890 年，牛瘟已越過撒哈拉，席捲非洲南部。



直接的後果是在 1890 年代牛瘟滅絕了大部份馴養牛隻和野牛，以及許多牛科動物。這導致大規模飢荒，嚴重影響曾經

只有一個羚羊物種因此而滅絕，但已大大影響了所有其他野生有蹄類哺乳動物在非洲的分佈，改變持續至今。這些動物在一些地區捲土重來，有一些地方（例如南非）現在有使用牛瘟疫苗。分佈仍在改變，也可以這事件的痕跡。



人民失去了食物供應，當時還爆發天花疫症，開始通過生態系統引起連鎖效應。1917 至 1918 年，野生動物種群有家畜流行病，適逢流感全球爆發。1923 年，1938-41 年，牛瘟再次侵襲非洲。牛瘟就是在這樣的生態環境中蔓延。

有一些有趣的間接後果。在受感染地區，吸血的採採蠅消失。採採蠅的食物來源是野生有蹄類哺乳動物。沒有牛羚或長頸鹿，採採蠅就逃跑，轉移到樹叢和灌木作爲棲息地，改以食草動物爲食物。圖片是採採蠅在非洲的分佈[188]。



因爲牛瘟，食草動物也消失了，採採蠅也失去食物，但多了棲息地，因爲沒有有蹄類哺乳動物吃掉灌木。牛羚消失，獅子飢不擇食，爆發了獅子吃人的慘劇。1920 年牛瘟疫情時，一頭獅子殺死 84 人。

1992 年，我第一次去到烏干達伊麗莎白女皇國家公園。公園裡有人居住，他們騎自行車到公園管理處商店購物。獅子學會可以把騎著兩個滾動輪子的東西拉下來，就是可口的食物。獅子像追逐繩球的小貓，習慣了推倒自行車和吃人。在我到步之前兩個月，有十三個人是這樣被吃掉。這些事情仍然時有所聞。

大片土地因獅子而被放棄，叢林乘時擴大地盤。有蹄類哺乳動物數目下降，人類撤走，灌木生長。有蹄類哺乳動物對牛瘟產生了免疫力，回到被遺棄的農地，又成爲生活在新灌木叢的採採蠅的宿主。牛瘟入侵，生態上改變了一堆東西，也改變了非洲的地理。

蒼蠅傳播昏睡病，影響有蹄類哺乳動物和人類。昏睡病對家養牛隻是大問題。因此，人類撤退。到後來獅子回復吃食有蹄類哺乳動物，人類也不再回來。

---

[188] http://withfriendship.com/images/i/41769/tsetse-fly.jpg

坦尚尼亞的 Seronera 和維多利亞湖之間的 Serengeti，就是所謂死亡谷，這是因爲昏睡病極爲流行。這些地區現在稱爲非洲國家公園。

一個世紀以來，牛瘟至少改變了半個大陸的生態結構。後果是相當糟糕。事後孔明，這些都是可以預測的。當 Gordon 將軍解放喀土穆時，火車帶上幾頭俄羅斯牛；沒有人知道是攜帶了影響整個非洲大陸的病毒。我們必須非常謙虛，不要以爲我們是多麼了解生態和演化。隨時都可能有壞狗屎。

歐洲人初到美洲新世界時，發生了同樣的事情。歐洲人對天花和麻疹這些疾病有較高抵抗力，他們把疾病帶到美洲，藉此推翻阿茲特克文明。幾百名西班牙遠征軍如何消滅十萬阿茲台克軍隊，答案是阿茲台克人已是奄奄一息。西班牙遠征軍從 Vera Cruz 行軍至墨西哥城，疫症走在他們前面。美洲新世界和波利尼西亞群島都有這些事情。

牛瘟在非洲大肆蹂躪，亞洲和歐洲波瀾不驚。歐亞的有蹄類哺乳動物對牛瘟有悠久的演化歷史，現存沒有絕跡的動物已經過關。整體總結共同演化，有很多事物在共同演化。這不僅僅是物種彼此共同演化，還在許多層次發生。這意味著其他生物是被選擇的環境中最重要的要素。

不要以爲生物面臨的挑戰只限於氣溫，降雨量之類的東西。一旦有了生命，地球上不同物種成爲彼此的最重要互動夥伴。部分原因是跑得盡快，也只是原地踏步；紅色女王的概念，可能尤其適合致病性的範例，有性繁殖的演化是針對寄生蟲的適應。牛瘟例子告訴我們，演化的程度是驚人的，特別是外來物種入侵長時間隔離的大陸。

2010 年 10 月 15 日

紐約時報：**聯合國宣稱牛瘟已被徹底解決**

聯合國糧食和農業組織上週四宣佈，致使畜牛大量死亡並引發饑荒的牛瘟已經被徹底驅除。

牛瘟(Rinderpest)不會感染人類，但數千年來一直折磨著全球各地的畜牛，死亡率達 80%，高於另一種已消除的疾病天花，最後一例牛瘟於 2001 年出現在肯尼亞。

仍舊待決的事項包括各國實驗室內應當保留多少冰凍病毒與感染組織及利用活體病毒製造的疫苗。病毒學者希望保有研究材料，而公共衛生專家擔憂實驗室事故或恐怖主義襲擊。而天花病毒只在亞特蘭大和莫斯科保有實驗室樣本。

牛瘟來源於亞洲，隨後遷移至埃及，但從未在美洲和澳洲爆發。19 世紀傳入非洲後引發了毀滅性的結果：畜牛大量死亡，隨後是大規模饑荒。在意大利征服阿比西尼亞（今埃塞俄比亞）的戰役中由意大利人從印度傳入埃塞俄比亞。

千百年來，畜牧業者和獸醫通過大量宰殺、隔離和粗陋的免疫方法驅除牛瘟。其中使用了類似治療天花的“種痘”手段，但時常適得其反。1950 年代，英國獸類病理學家瓦爾特·布羅萊特在非洲成功發現了一種“種痘”方法。而國際性驅除牛瘟的努力始自 1994 年，通過疫苗、野外及實驗室工作，在最後一例牛瘟爆發的 9 年後，已可證明牛瘟已被徹底驅除。

譯文轉錄自果殼網（guokr.com）

閱讀：

物種交流，物種滅絕...哥倫布交流（多篇文章）

第二十一講：演化醫學

今天談論**演化醫學** evolutionary medicine，範圍相當大。部分是關於人類攜有本身演化史的痕跡，這是基於我們對重大醫學問題的回應：自身免疫性疾病的衛生假說，抵抗力和藥物反應的遺傳變異，天擇的痕跡暗示疾病已經寫在基因組。

還有生殖醫學的問題。人類生命史尤其特別。對比黑猩猩或倭黑猩猩，人類女性生兒育女的速度是兩倍於黑猩猩，唯一方法可以做到這一點是有他人幫助。這表明人類很長時間已經有高度社會性組織，我們的生命史回應了這一點。

較早之前談到遺傳衝突，印記和精神疾病，以及卵巢閉鎖、選擇性墮胎和配偶選擇等有趣的生殖醫學問題。演化醫學大部份是關於疾病的演化和生態。疾病有適應戰略，有本身的議程。很多疾病已開發出方法以避免人類免疫反應，以操縱宿主。有一些操縱了人類：咳嗽和打噴嚏就是這樣一回事。患上瘧疾時，我們十分疲憊，要躺下。毒力很快發展出耐藥性。這些都是非常重要的醫學問題。

演化遺傳學和基因組學湧現病毒起源的信息。舉例來說，通過分子系統學，偵查確定烏黑白眉猴是 HIV - 2 的祖先，而活在黑猩猩的 SIV 病毒是 HIV - 1 的祖先。

就遺傳學和種群生物學而言，不同類型的細菌有非常顯著的差異，特別是如何輕易可以做到基因橫向轉移。如果一個物種的細菌演化出抵抗某種藥物的能力，這耐藥基因有多大可能進入另一物種？這顯然是關鍵問題，取決於這細菌的特定演化遺傳，而細菌在這方面各有不同。



新疾病在什麼條件下出現？這是新興領域。還有退化性疾病。老齡化是如何發展？既然老齡化有演化理論，預期生物老化有什麼特點？是簡單或複雜？解決一個問題，會否有另外的影響？



可以把癌症作爲演化的過程。每個癌症是本身的小小微觀演化進程。癌細胞種群是遺傳異質性生長的細胞球，這具有重要意義。退化性疾病，例如心臟病、肥胖症和糖尿病，可追溯至演化史。這就是演化醫學的時間規模。



想到人類的歷史痕跡，通常想到狩獵採集者和他們生活在一起的種群。想到疾病的演化生物學，通常想到埃博拉病毒、愛滋病毒和瘧疾。想到退化性疾病，通常想到老化過程。演化醫學就是研究這些很多不同的東西。

演化醫學範疇很大，這一講只可以給出一些重要的經典主題，一些令人驚訝的新見解，一些總體

信息，例如人體是是有間接成本的妥協；或是演化需要時間；或是病原體有本身的議程。

我會發表我目前的研究。我研究老齡化的演變，目前正在研究天擇如何對當代人類發揮作用。我會給出針對執業醫師的信息，在臨床和公眾健康的實際應用。我的主題是「與現代生活不匹配」。

先談談紐壯表現型，自身免疫性疾病和寄生蟲，接著談談病原體怎樣有本身的議程，並迅速演化。這是演化醫學的小部份主題，但這都可以說是重要主題。

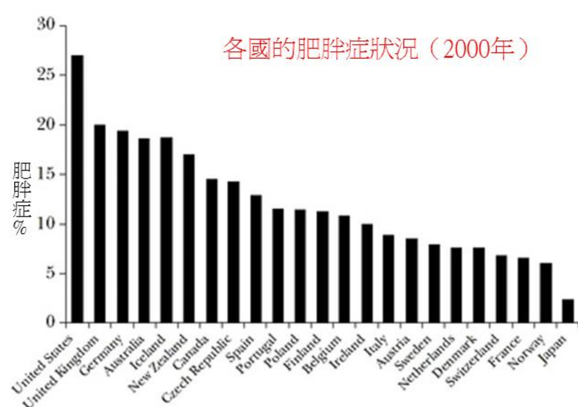
紐壯表現型 thrifty phenotype[189]：早期的生活事件未能預測晚年生活環境。或許以前曾經是很好的預測，或許那些早期生活事件與環境有很好的相關性，那是更新世的環境。



我們知道：如母親和嬰兒在營養方面受到壓力，胎兒和嬰兒的肥胖風險會增加，五六十年後的糖尿病和心血管疾病風險會增加。初始數據來自荷蘭的飢餓冬季。

概念是在生命早期受到壓力，會把個人生理調整到非常有效儲存能量，但它在有適量飲食的時期是不恰當。因此，肌肉細胞變得抗拒胰島素，脂肪集中在特殊倉庫。現在有很多數據表明人類有這種情況。數據來自 1944-45 年在荷蘭的飢餓冬季，當時德國納粹黨切斷對荷蘭大部份地區和阿姆斯特丹的糧食供應

十九世紀後期，斯堪的納維亞半島的芬蘭，以及最近在英國和菲律賓也有飢荒。可以在大鼠和綿羊重現這狀況。順帶一提，可以在模型系統中複製是非常重要，因爲這意味著不管什麼原因令事物演化，即使大鼠短短的壽命也必然存在這原因。

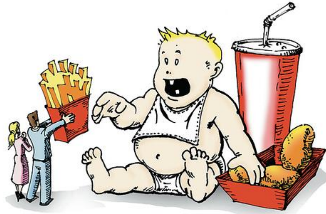


環顧世界，美國成年人約有 20%患有肥胖症。有趣的是墨西哥農民有 60 至 70%%肥胖。大家不會猜想墨西哥農民有很多錢花費在很多食物，但他們大多是胖子。

糖尿病發病率正在迅速增長，晚發性糖尿病爆炸性發病。大家會猜到大多數是在印度和中國，僅僅是因爲印度和中國的人口是如此龐大。這佔了全球衛生預算很大一部分，因此這是重大問題。

[189] Thrifty phenotype 一般譯爲「節約、簡儉、儉約」或「飢餓」表現型，似乎未有把握重點。Thrifty 釋義有 1. 節約 practicing thrift or economical management; 2. 興盛 thriving, prosperous, or successful；3. 紐壯 thriving physically; growing vigorously. 從教授的解釋可見與「節約、簡儉」全無關係；「飢餓」取用借義：肥胖是因爲吃多了，吃多是因爲飢餓。這也不是因爲所謂胰島素失調導致肥胖的原意。左看右看，總沒有「節約」或「飢餓」的思。Thrifty phenotype 是適應幼年時食物不是很充沛環境的基因，未能適應成年時食物充沛環境而〔可能〕致病。Thriving physically; growing vigorously 最貼近。野人獻曝，thrifty phenotype 譯爲「紐壯表現型」。

看看各國的肥胖數據，最不肥胖的國家是日本，許多歐洲國家也是低水平。美國，英國，德國和澳大利亞的肥胖率超高。這不是必然在生命早期有頻繁的營養壓力。



印度和中國，以及非洲國家和墨西哥經歷人口過渡，經濟也過渡到發展中國家；父母一代曾經歷糧食壓力，而下一代現在吃得好，更多接觸垃圾食品，就會得到這樣的反應。

看看這樣的數據，有很多大概真的與絀壯表現型假說無關。現今世界，因爲在生命早期啓動了發育的開關掣，其後一生面對豐富飲食時表現型的設置不適當，從而導致在五，六十歲時患上心臟病和肥胖症等，我估計這情況只佔肥胖症不多於 5%。這可能是重要組成部分，但不是全部。

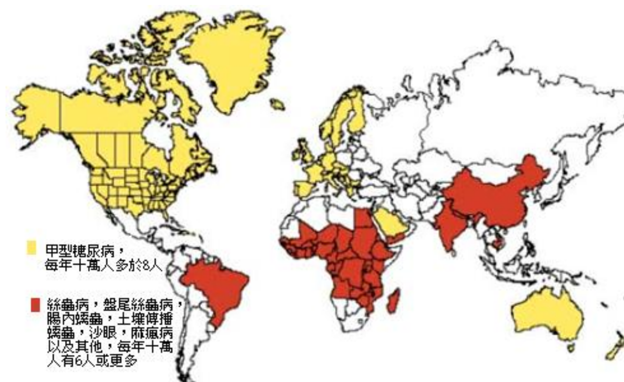
論點是這樣的表現型適應更新世環境：如果後代切換到絀壯表現型，在危險童年會有較高的存活機率，或許可以活到第一次生育事件。在那種環境，五、六十歲會發生什麼事可能是無關重要，因爲大多數屆時已經死了。這是演化的論點。

我不認爲我們實際上知道是什麼選擇了絀壯表現型。實際上是有這樣的一回事，也有一個似是而非的演化故事來解釋。重要的是要知道這可能是演化的原因，但我們確實不知道是什麼一回事。

蠕蟲假設：人類與現代生活不匹配

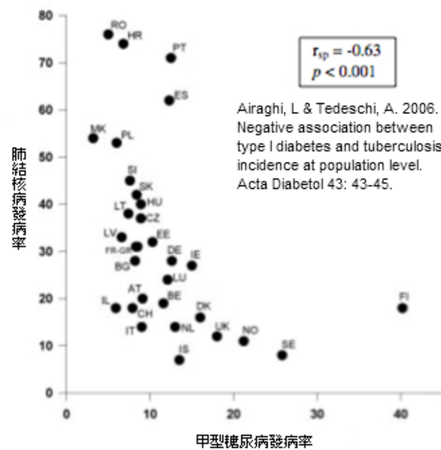
我們較爲清楚另一點，這也只是假設：人類與現代生活不匹配。人類面臨的疾病，部分成因是我們歷史性轉變成文明狀況。要點是我們的免疫系統與蠕蟲和細菌一直共同演化。

演化或多或少涉及人體總是有蠕蟲和細菌的假設。現代衛生（基本上是乾淨用水系統）和抗生素清除蠕蟲和細菌，但免疫系統反應不當。人體正爆發自身免疫性疾病。哮喘，過敏，甲型糖尿病，多發性硬化症，非特異性局限性腸炎和其他自身免疫性疾病增加非常迅速。傳染病下降，自身免疫性疾病增多。



Zaccone et al. 2006. Parasitic worms and inflammatory diseases. Parasite Immunology 28: 515-523.

有一些空間相關關係可能有一些暗示。甲型糖尿病是自身免疫性疾病，常見於歐洲和澳大利亞，在沙特阿拉伯也相當普遍。蠕蟲和痲瘋病，以及不同蠕蟲感染病多發的國家，幾乎都在熱帶地區。沒有數據的國家是白色。所以這只是全球的部份數據。



看看甲型糖尿病和肺結核病的關係。甲型糖尿病多發，肺結核病不多見；肺結核病多發，甲型糖尿病不多見。這是反向的空間相關性。

還有更多數據。在德國和其他歐洲國家，農場孩子比城市兒童較少過敏症。過敏症有非常簡單的測試：在手臂灑上少許塵蟎卵子，看看是否有反應。有血吸蟲病的孩子不會有這麼多過敏症，他們對塵蟎沒有反應。較少哮喘病的成年人更容易感染線蟲。在熱帶地區的醫生幾乎看不到自身免疫性疾病。在加蓬或剛果的無國界醫生看到很多傳染病和蠕蟲病，不會看到自身免疫性疾病。

是什麼一回事？蠕蟲是大型的多細胞寄生蟲，要長期生活在人體才可以成功繁殖。蠕蟲排出卵子以進入另一宿主，卵子進入非常危險的環境，任何單一卵子的成功機會很微。因此，長久以來，蠕蟲演化出多種活在人體的方法，不被人類的免疫系統淘汰。

這已經持續了億萬年。蠕蟲非常擅長於干擾信號通路，這些通路剛好會引起過敏和哮喘。從人類的觀點想一想。人體內有蠕蟲，也極為適應在人體內長期生活；人體的免疫系統要以炎症作出反應，但總是不能擺脫它們，因為蠕蟲技高一籌。因此，人類要從壞事中得到好處。首先是蠕蟲出現時，要調低炎症反應，免至傷害自己，因為炎症反應是退化性疾病最具破壞力的部分。

動脈硬化和類風濕關節炎就是這麼一回事；有很多炎症反應可能損害身體。所以蠕蟲出現時，要調低炎症反應。這意味著這共同演化的互動雙方都有演化。真正的原因是相當複雜。

清除了寄生蟲，已經積極下調的免疫反應變得不再適當，反蠕蟲機制沒有適當的目標，被不適當的目標騙了。目前正在研究這是否堅果症過敏的基礎，例如花生過敏症已經大大爆發。這似乎是部分成因，但可能不是全部。當然是人類的炎症反應已改變。

現在還在研究另一有趣部分：想像人體與蠕蟲感染已達致演化均衡。蠕蟲令免疫系統下調，免疫系統除了應付蠕蟲，還有很多其他的事要應付，所以起動生產了一系列的細胞以應付不同侵略者。免疫系統的篩選器是在脾臟和胸腺中的腺體，篩選出免疫系統招來攻擊本身組織的任何分子或細胞種群。一直在這層次篩選。

蠕蟲離開人體後，免疫系統不再因為有蠕蟲而下調；免疫系統運動加快，拋出很多東西給篩檢器。

篩檢器不是爲了應付那麼多東西而演化，因此放過了更多可能與本身組織有反應的細胞。

這是假設，不是已有證明的事實。我想指出自身免疫性疾病是有邏輯的，無論是蠕蟲已經操縱免疫系統信號然後撤回那一刻，或是經營爲免疫系統建立的篩選機制；兩種情況都有可能。

防礙動物模型自動免疫的蠕蟲反應或蠕蟲產品	
宿媒或產品	自動免疫疾病
曼氏血吸蟲 Schistosoma mansoni	實驗性自身免疫性腦脊髓炎 Graves 甲狀腺炎
曼氏血吸蟲卵 Schistosoma mansoni eggs	實驗性自身免疫性腦脊髓炎 實驗性結腸炎
旋毛線蟲 Trichinella spiralis	實驗性結腸炎
毛首線蟲 Trichinella suis	發炎性腸病
腸道寄生線蟲 Heligmosomoides polygyrus	實驗性結腸炎
ES-62 類蛋白質（嚙齒動物類線蟲產品） (Acanthocheilonema viteae product)	膠原誘發關節炎

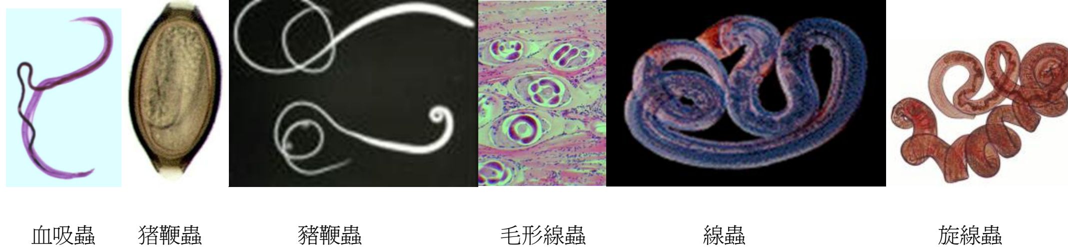
有什麼數據？這是基因敲除的小鼠模式，模擬甲型糖尿病。以基因建立小鼠模型，模擬人類的甲型糖尿病。令小鼠感染各種蠕蟲，看看 T 細胞偏見是否改變，足以證明可下調自身免疫性疾病。這些東西預防基因敲除小鼠的甲型糖尿病。

血吸蟲，腸道寄生線蟲，旋毛蟲都做得到。結核分枝桿菌，沙門氏菌也做得到。基本上，傳染因子是小鼠模型甲型糖尿病的拮抗劑。

問題更廣泛一些，如另一種疾病有動物模型，可以怎樣應付？已經有了血吸蟲，旋毛蟲，鞭蟲等。在模型系統，這些東西防止結腸炎，發炎性腸病，膠原誘導關節炎，格雷夫斯甲狀腺炎，等等。。動物模型系統有一些證據說明這是可能的。

要決定使用這些討厭的蠕蟲來治療人類，會選擇哪一些？要求蠕蟲不會對人體真正造成很大的致病問題，不會在人類繁殖，能調節劑量，不感染他人，不改變已產生免疫力患者的行爲，不受普通藥物影響（如阿司匹林和類似東西），治蟲藥物可以清除，培育時沒有其他潛病原體，可以大數量培育，運輸和儲存時處於穩定狀態，用藥方便。

有療效的蠕蟲



血吸蟲　猪鞭蟲　豬鞭蟲　毛形線蟲　線蟲　旋線蟲

那些蠕蟲做得到？豬鞭蟲有這些特點。可以在實驗室養殖這東西；在愛丁堡，我在 Rick Maizels 的實驗室見過；豬鞭蟲在小瓶子亂竄，看起來像小螺紋；這基本上是利用蠕蟲卵子。

有一些數據。四位克羅恩病 Crohn's disease 病人和三位潰瘍性結腸炎患者，攝入 2500 枚豬鞭蟲卵子後，病情有好轉。二十九位克羅恩病病人每三星期攝入 2500 枚豬鞭蟲卵子，爲期二十四周，有二十三位病情大爲減輕。五十四位潰瘍性結腸炎患者參加雙盲，安慰劑對照試驗，使用蠕蟲療法的有 43%病情好轉，安慰劑組只有 17%。各位進餐時來一點豬鞭蟲卵子？

最難搞的是多發性硬化症。這種自身免疫性疾病非常，非常討厭，襲擊大腦軸突的鞘，而每一患者的襲擊方法不同，症狀開始發展的方式也不同。大腦逐漸生病失效，基本上就是這情況。

多發性硬化症有這些症狀：麻木，刺痛，發麻，無力，痙攣，痙攣，抽筋，疼痛，失明，視力模糊，大小便失禁，尿急，便秘，言語不清，喪失性功能，失去平衡，噁心，疲勞，抑鬱，短期失憶，其他形式的認知功能障礙，無法吞嚥，無法控制呼吸...。大約有六十名多發性硬化症病人去瑞士安樂死，因爲他們面對的是以非常痛苦的方式結束生命。

阿根廷最近有病例對照研究，指出感染寄生蟲的多發性硬化病人，病情惡化程度減緩。這還不具說服力。這是病例對照研究，是臨床醫學的黃金標準。

把一幫人分成病例和控制組兩個群體。看看有什麼事情發生。得出的數據足以說服美國國立衛生研究院批准愛荷華州進行臨床試驗，讓多發性硬化症患者接受豬鞭蟲卵子治療。

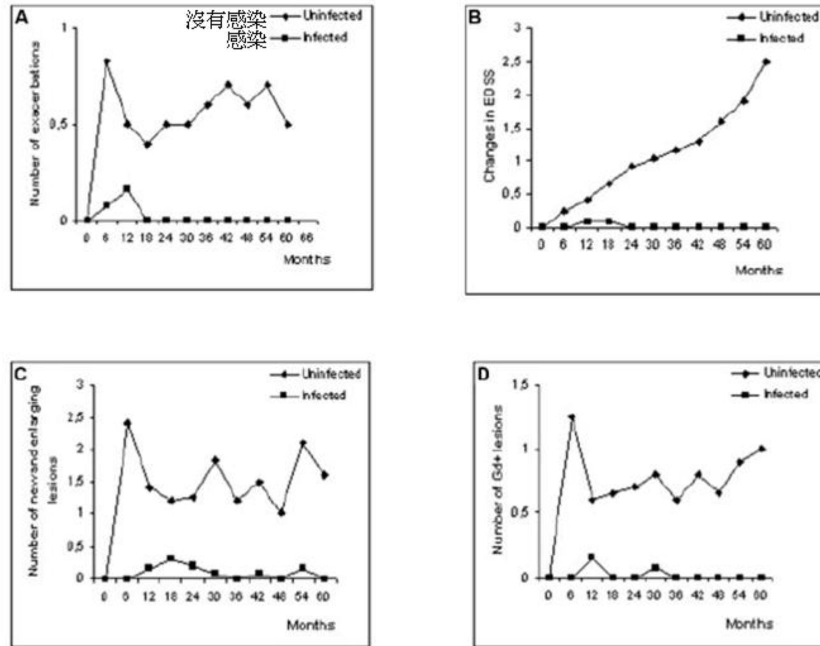


Fig 1. Number of exacerbations (A) and changes in extended disability status scale (EDSS; B) and magnetic resonance imaging (C and D) parameters observed over time in parasite infected (squares) *and uninfected* (diamonds) *multiple sclerosis (MS) patients. Gd = gadolinium.*

上圖數據來自阿根廷。四個小圖是衡量多發性硬化進展的四種不同方式，X 軸是五年時間，Y 軸是多發性硬化症的一些計量。四個小圖比較受感染蠕蟲和沒有感染蠕蟲的患者在多發性硬化症的同一階段：沒有感染的患者變得更糟，而受感染的患者沒有變得更糟。很清楚。

我第一次接觸演化醫學，沒有這項假設或是並不很突出。我十年前開始留意，當時並不相信，現在是相當驚訝這演化醫學的部分實際上導致重要的臨床治療結果，可能改變治療方法和幫助很多人免受痛苦。我沒有料到是這樣的。

人類的演化快於文化的演化，因此人類是不匹配現代生活。這對我們的飲食和衛生清潔極為重要。肯定在衛生方面，極有可能一些人出生時面對食物壓力，其後遇上垃圾食物，這會導致嚴重的醫療問題。因此，演化醫學看法之一是人類依循更新世狩獵採集社群特有的飲食、生態、社會生活和潔淨程度而演化，而這一切現在發生了根本變化，人類還沒有追上來，人體還沒有調整。

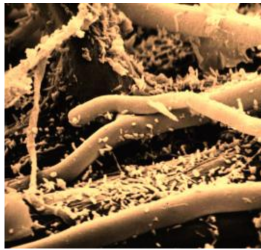
病原體演化

病原體又如何演化？病原體對人類的手段有非常迅速的反應，例如抗生素和疫苗。抗生素耐藥性是醫院事故的一大部份，因為醫院使用最多抗生素。毒力也不斷演化，這方面有許多有趣的故事。

例如，1348 至 1350 年，歐洲鼠疫向北蔓延，毒力越來越弱；約在 1500 年，一個梅毒新品種從新大陸傳入歐洲，傳到那不勒斯，阻止了法國軍隊征服意大利，然後隨著蔓延毒力迅速降低。歷史有很多這樣有趣的故事。

但今天牢牢掌控人類的問題是疫苗，因爲我們現在設想疫苗是新疾病，不是童年的疾病。我們現在看疫苗，不是疫苗基本上爲人口消毒。現在的疫苗是不完美的疫苗，而問題是疫苗是否會引起毒力增加？

先談談抗生素。人類使用的藥物需要細菌基因，處理藥物和產生抗藥力的細菌基因，幾乎全都是在人類藥業以前已經演化。因爲細菌億萬年來相互之間以及與真菌一直在打化學戰。



細菌是生化大師，已經開發出存活在自然的龐大綜合能力。每畝耕地約有一噸左右的細菌，即是 10 的 17 次方。這是巨大的數字。10 的 17 次方的細菌存儲很多信息。有些少數據。抗藥性是在土壤和野生動物中演化。從離開醫院的取土壤樣本，土壤要有形成孢子的細菌。480 株細菌每株有多重抗藥性，現時沒有能付全部細菌株的有效藥物。到處都是自然的變異。這是生物多樣性不利的一面。

大自然的細菌有許多演化的潛力。在澳大利亞內陸收集的糞便樣本，多的是澳大利亞不同哺乳動物的腸道細菌，有多重抗藥性；這些細菌從來不是接近城市或是服用抗生素的人類。

一方面這是自然而然。可以怎麼辦？農業使用抗生素是很重要的。農民使用抗生素，是減少豬，牛，雞投入抵抗疾病的能量，可以更迅速成長。農民使用抗生素，增加生產，對他們有利。

很關鍵的抗生素是萬古黴素 *vancomycin*；約二十年這是對付多重抗藥性金黃色葡萄球菌 *staphylococcus aureus* 的最後防線。人類當然希望萬古黴素不要演化出抗藥性，否則難以在醫院做手術。

丹麥政府注意到丹麥農民使用萬古黴素，立即禁止。因此哥本哈根有了人類感染對萬古黴素有抗藥性的腸球菌的前／後比較。數據是從 12%下降到 3%。農場禁用後，城市醫生感染對萬古黴素有抗藥性的細菌減少 9%。

另一方面這是計量肉類加工廠有多骯髒的測量。肉類有許多雜質。有一部關於麥當勞的電影真的令人反胃，也表明農業廣泛使用抗生素是多麼重要。

另一使用很多抗生素的地方是醫院。大概是在 2003 年吧，疾病控制中心估計美國有 90,000 居在醫院感染了抗藥性細菌，其後死於細菌感染；他們進醫院時沒有這些感染。

抱懷疑心態的研究人員查閱醫療保險公司的索償申請，發現實際數字很可能高於十倍。作爲比較，當年美國一年內有 17,000 人死於愛滋病，流感約 37000 人，乳腺癌約 40,000 人。實際上，因在醫院感染細菌而致命的數目，是多於所有這些領先殺手的總和。進出醫院的病人有 7.5%受

到感染，這吻合世界衛生組織估計拉丁美洲的感染數字是 6-10%，而全球是 8.7%。

在醫院產生問題的大多數抗藥細菌，是普遍與人類共棲的細菌，不是病原體。如果入院病人攜帶著敏感菌株，很可能被源自醫院，更危險的細菌接管。存活在醫院的細菌幾乎全都有抗藥性或多重抗藥性，因爲醫院使用這麼多抗生素。爲了讓急症室或深切治療病房的病人在手術前保持清潔，使用抗生素增加了病人在大手術後的存活機會。這倒過來清除了敏感菌株，產生了抗藥性的強烈選擇，抗藥性菌株更容易接管病人。醫護人員在受感染和沒有感染的病人中走動，無意中成爲病傳播者。醫院病人出入頻繁。菌株要留在醫院，就要在病人出院前傳播。在醫院和療養院來來回回的病人是對抗生素有抗藥性菌株的溫床；即使醫院能夠戰勝這一波抗藥性細菌爆發之後，這些醫院常客又把敵人帶回來。

後果是一人得益，整體人口付出代價。醫治抗耐藥菌株的成本更爲昂貴。如結核病沒有抗藥性，醫治成本約爲一萬五千至二萬美元；醫治帶抗藥性的結核病，成本約爲二十五萬美元，高出十倍左右。因爲抗藥性，美國每年的經濟負擔約八百億美元，全球的經濟負擔可能是一萬億美元。這是大問題。經營養老院，怕得要死的是院友帶來細菌的抗藥菌株，很快就會有不治的肺炎，老人就掛了。

醫院和療養院有頗爲深入思考應該如何管理使用抗生素。但經常被使用的那種頭腦簡單的方法只是輪流使用抗生素。醫院使用抗生素 A 爲期三週，然後轉用抗生素 B；每次菌株開始對抗生素 A 演化出抗藥性，就受到抗生素 B 的打擊，依此類推。結果是這選用制度一次又一次極爲有效催生了多重抗藥性的快速發展。

搞砸細菌的最好辦法是對醫院的個別病人隨意分配抗生素，每兩天就改變用藥。這會使護理人員瘋了；這是難以管理，但這是最有效的方法。應用在化療方面，許多腫瘤學家不知道癌症是遺傳異質性細胞組群。我的意思是，癌症之所以持續是因爲有了最好的突變率讓細胞繼續發生變異，變得非常的遺傳異質性。穩定分化的細胞要經過七至九次持續突變才變成癌細胞。

這些突變是 DNA 修復裝置的突變。因此，癌細胞往往有相當升高的突變率，變得有非常的遺傳異質性。所以，以化療醫治，等到失敗然後開始另一療程，實際上是運用選擇的壓力，非常有效地爲化療的抗藥性而選擇。

如採用較先進的策略，已經計算出可延長癌症患者的壽命好幾倍，這一切取決於癌症。以乳腺癌爲例，十年或二十年的生存機會，經操縱化療後可以延長到三十至四十年，這是許多婦女正常壽命。因此，演化模型在這方面其實真的可以有助於更好管理使用抗生素。

毒力演化

談到毒力，例子是埃博拉，愛滋病和瘧疾來象徵毒力演化的三個不同階段：疾病出現，進入人類

組群，然後開始適應。

第一階段的例子是埃博拉，萊姆病，禽流感，非典，狂犬病。這是來自其他物種的偶然感染，還沒有適應人體，有時足以致命。順便說一下，並非總是如此。我們或許沒有留意進入人體的有成千上萬東西從來沒有紮根，很快死光了，只是通過人體而沒有導致成任何重大疾病。

其中一些是非常致命，或許只是極小比例，問題要點是它們從來沒有任何在人體內演化的經驗，未能適應最適合它們的毒力水平，很快殺了我們，它們也無法脫身。埃博拉本質上是自我熄滅，擴散不會超出一個村莊，因爲每個人都死得太快，病毒不能傳播。

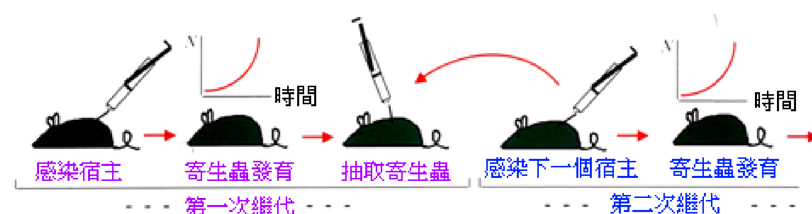
第二階段是寄生蟲已經建立基地，但遠遠未有最佳的毒力。愛滋病毒可能就是這樣。愛滋病毒的毒力可能仍在發展。我們認爲這病毒已存在人體約七，八十年。用來對付澳大利亞兔子的粘液瘤病毒，在當地的毒力下降，因爲兔子死得太快。

第三階段要應付的已是根深蒂固的寄生蟲，存活在宿主已經有很長時間。毒力可能是在最佳水平。毒力會殺死一些人，但它不會殺得太快。致命的速度讓大多數寄生蟲仍然可在第一宿主死亡之前離開，感染另一個人。瘧疾和肺結核的情況可能是這樣。

第二階段是毒力演化實際上成爲醫療技術的部份。微生物學家一直使用連續傳代以生產已降低毒力的疫苗。減毒疫苗是會引起嚴重疾病的病原體，但已經演化改變，毒力降低。疫苗會感染人類，但不會因而得病，會引起非常強烈的免疫反應，這對沒有降低毒力的親屬同樣有效。

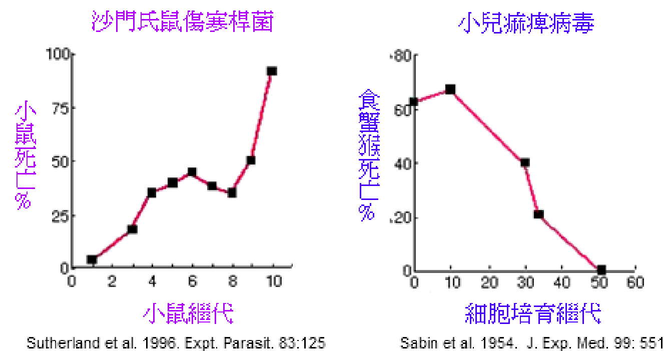
這方法被用於生產以下疾病的疫苗：薩賓口服脊髓灰質炎，痲疹，腮腺炎，風疹，黃熱病，水痘，結核病和傷寒。這實際上說明毒力的迅速演化是醫學技術，在過去五十多年已是如此，原理是病原體迅速演化。

有關結果表明，在不同宿主的表現真的有廣泛的此消彼長。在這宿主發揮得很好，在那宿主就很差勁；這局限了宿主的範圍和約束新疾病的出現。這些數據技術上是直接關連到疫苗的生產，間接說明病原體的演化和生態環境。



事情是這樣的。選一隻有不錯遺傳同質的大鼠，對寄生蟲不會有任何基因挑戰。把寄生蟲植入大鼠；寄生蟲呈指數性增長，在這迅速增長階段，取出一些寄生蟲。刪除寄生蟲的傳輸成本和傳輸

時的取捨。把提取的寄生蟲注入另一隻宿主大鼠，讓寄生蟲指數性般增長；保持這樣的增長狀態，大鼠瘋狂的死掉。就是這樣的一回事。



左圖是沙門氏鼠傷寒桿菌以小鼠爲宿主。在新宿主體內開始時，毒力變得越來越厲害。細菌適應了新宿主，變得非常善於在宿主體內生長。

右圖是細胞的繼代培育，直軸是感染脊髓灰質炎病毒（小兒痲痺病毒）而死亡的猴子。這實際上是 Sabin 的原始數據。他利用細胞培植病毒。病毒善於生活在細胞培育，但在猴子體內卻是非常糟糕；病毒活在細胞培養的時間越長，殺死的猴子越少，直到細胞培養繼代五十次後對猴子已不再致命。在這一刻開始以人類臨床試驗。

操控毒力有幾個要點。其一是毒力可以很快演化。近五十年來，醫學科技一直操控毒力，產生了一些最成功的疫苗。

這足以證明剛才提到的假說：爲了在宿主體內活得好，必須放棄能夠傳染其他宿主物種。想生產感染人類的一種毒力降低活疫苗，先要從人體抽取病毒，注入另一物種，讓病毒變得很善於殺害這物種，但降低殺死人類的毒力。當毒力不再有能力殺死人類，就可以使用作爲活疫苗。

有關演化醫學還有另一重點：毒力面對疫苗時是否會演化？已經提到毒力傳播的取捨。毒力太強，不可能傳染，因爲在離開之前已殺死宿主。這應該是毒力演化形成的最根本取捨。這被認爲是廣泛的，真的被認爲是把毒力降低至中間水平。從廣義來說，有相當多證據表明這是真實的。

如疫苗是不完美，情況又如何？疫苗發揮得不錯，但不會殺死所有宿主的所有病原體。所以稱之爲不完美。不完美疫苗會降低毒力的成本，某些宿主會逃出生天。所以只會得到部分的免疫反應。病原菌可以在體內依然存活較長一段時間，因爲疫苗只是發揮部份作用。

但是如果毒株較具競爭力，而宿主有多重感染，那麼這些毒株在對疫苗有不完美反應的宿主體內存活最長久。感染瘧疾的小鼠就是這樣。蓋茨基金會和世界衛生組織希望爲五億人注射疫苗防治瘧疾。所有瘧疾疫苗都是不完美；實際上，沒有一種疫苗是全能，看來所有瘧疾疫苗將是不完美的。

這導致道德或公共健康的兩難困局，頗爲類似抗生素的抗藥性。數以億計的人接種疫苗預防瘧疾是好事，但好事也有不幸的副產品。可能的情況是倖存的疾病變得更致命，少數人會感染更難應付的瘧疾菌株。

一如抗生素抗藥性，知道這樣的事情會發生可能是好事，可以開始準備。這不是建議大家不接種疫苗，這是建議大家理解接種疫苗的後果，這些後果是演化而來，要做好準備應付。如果你有興趣，我會列出一些作者，你可以研究。

演化醫學提出演化的思維，對醫學研究和實踐的問題提出一些有趣的新見解。但是，這當然不是排除或替代從分子醫學和基於證據的醫學科學的所有其他重要見解。生理學，遺傳學和生物化學還有很多我們絕對有必要知道的事物。

第二十二講：演化思想對社會科學的影響

今天的講座不會考試。今天我是有理想的學術界學者，提出一些有普遍興趣的討論，也許會刺激你思考一些問題。

先告訴大家我目前這方面思考的一些背景，因爲接近尾聲時我可能用完了時間，還是在開始時先告訴大家。

大約十五到十八年前，我開始擔心我們是否陷於個體[190]與組群之間重大轉變這個關卡。2005-06 學年，我不再擔任系主任，耶魯大學慷慨給我全年休假。這一年我廣泛閱讀演化思想如何影響了心理學，人類學，政治學，經濟學，所有這些與人類行爲有關的同源範疇，涉及我們是否已演化在社會背景中有某些行爲。今天我會說明我研究的動機和初步結論。

一年後出關，我想過坐下來寫書，去年夏天我寫了，但發現論點的邏輯有一些關鍵元素當時根本沒有在科學上很好的建立。我不得不考慮：放下不表，或是推出令人興奮的新書。要是我的新書發表一些聲明，很容易就打進《紐約時報》。我決定不這樣做，因爲我是博物學學者，不願意在沒有實驗支持的邏輯下向有教養的大眾就人類狀況發表一些什麼聲明。

我認爲今天在這裡發表是沒有問題。我要提出一些假設，解釋那些論點有很好的基礎，那些沒有，這樣會帶出一些非常有趣的問題，但出書提出這些核心聲明是不負責任。

核心聲明就是我們人類滯留在重大的演化轉變。我們感到痛苦。痛苦是由於個人利益和組群利益有衝突，衝突一直沒有解決，而一直推動我們朝著這方向走的天擇機制也開始百病叢生。

這是有趣的想法。事實上，我從各方評論得知，人們認爲《演化 *Evolution*》期刊容許我發表文章，實在令人吃驚，文章有趣但令人困擾，顯然這仍然是懸而未決的問題。我認爲演化生物學界的同僚一致認爲這是有趣但未有解決的問題。開門見山，先說清楚。

演化思想對社會科學的影響



這是演化思想對社會科學的影響，以及對理解「我們是什麼」的含義。先談談一些導致我有這想法的明顯觀察。在 1966-67 年間，我抗議參加越南戰爭，深切關注我爲何要爲國家而死的問題。

觀察人類行爲，真是不可思議。1916 年 7 月 1 日，索姆河戰

---

[190] 重複一些本譯文的術語，以免混淆。個體 individual、組群 group、種群 population。

役[191]開戰；一天之內，英國遠征軍損失五萬八千人。八年越南戰爭期間，美國的陣亡人數相若。一直至冬天，英國繼續攻擊，又喪失四十二萬人。在此期間，法國損失二十萬人，德國損失五十萬。六個月內，超過一百萬人在白痴的帶領下死於毫無意義的屠殺。重點：在接下來兩年，依然有年輕男人志願參軍，服從領袖。這是深刻的觀察，深層揭露關於人性的一些方面。

除了愛國主義，我們很容易受到其他社會情緒的影響。我們表達愛，同情，憐憫，內疚，羞愧，尷尬，責任和榮譽；三歲時已經有這些表達。心理學系的 Paul Bloom 觀察他的孩子，從而觀察人類道德情感的發展；他總結小孩到了三歲已經犯下了所有七原罪，除了色欲。七原罪是貪食、色欲、貪婪、傷悲、暴怒、懶惰、自負及傲慢



看來人類易受道德情感影響是天生的。沒有道德情感的人被稱爲精神病患者或反社會，因犯罪而最終進監獄。我們相信陌生人，可以進行經濟交易，我們甚至相信網絡，填報信用卡資料。真是太神奇了。

Paul Seabright 的著作有這個有趣故事。大約一千五百年前，商人來到伏爾加河，打算和哈扎爾人做生意。哈扎爾人嗜血成性，但他們有錢。商人在河畔放下貨物，然後離開。哈扎爾人來到，看看貨物，留下一堆錢。雙方沒有見面。這樣來回了兩三天，討價還價，雙方只是把貨物和金錢放在地上，直到最後成交：一方收錢，一方拿貨。



目前尚不清楚在什麼情況下，人們可以互相信任到足以進行經濟交易，尤其是在 Madoff 騙案[192]之後。我們願意納稅給政府，以換取造福整個國家的服務，不只是爲了自己和家人親友。看看世上各大宗教，會發現道德的核心都是關於穩定社會的行爲。



基督教有橄欖山訓諭，教導人們要溫柔，要仁慈，即是要寬容；應與人和平，穩定社會的衝突。如果和兄弟吵架，在法庭要認罪；橄欖山訓諭的核心教誨：己所欲，施與人。



伊斯蘭教的《可蘭經》教導善待父母親友和孤兒窮人，善待親友的鄰居和他人的鄰居，善待遠行的人。看看這如何巧妙地擴大 Peter Singer 談到的道德圈子，無論事物的距離有多遠，始終與我們有一些遙遠的關係，讓人們覺得應該以道德相待。可蘭經有非常明確的規定。得罪你的人，原諒他。拒絕你的人，施捨他。和你吵架的人，向他伸出和平之手；很類似打我左頰，以右頰迎之。

[191] http://imagecache6.allposters.com/LRG/26/2694/MVTUD00Z.jpg
[192] 譯註：Bernie Madoff 是紐約華爾街頗具名望的股票經紀。他設計了層壓式投資騙局，令不少著名投資者金融機構損失 500 億美元以上。2008 年，東窗事發。2009 年被判入獄一百五十年。



儒家思想是另一偉大傳統。愛別人，要仁慈，慈善和善良。公元前六世紀的中國，教誨人們盡責去尊重家人和鄰居；這是社會關係。己所不欲，勿施於人。早於橄欖山訓諭五百年，孔子提出殊途同歸的金科玉律。

背後的想法是民族主義和宗教這些東西是文化傳播的價值體系，而生物學是這些價值體系可以拉動的把手，可能是通過遺傳基因影響荷爾蒙（激素）及其受體。可能有其他的機制，但至少這是其中之一，而且目前正在實驗研究。

舉例來說，催產素 oxytocin。若是要穩定對方的信任，可以給對方催產素，對方會比接受過量睾丸激素 testosterone 更爲合作和相互信任。睾丸激素較具侵略性，催產素是較多信任與合作。換句話說，人體有生理機制：如基因願意，是可以像變阻器上撥下上撥，對組群的侵略或信任的一般水平有一些間接影響。

是否停滯於個體與組群之間的重大轉變？

對於這些難題，我的疑問是我們是否停滯於個體與組群之間的重大轉變？是否因爲天擇機制有故障而卡住？故障是否陷我們於緊張，造成個體和組群之間的衝突？這些個體與組群的衝突是否人類情況的重要部份？

一旦看到了名單，很容易開始訴說這樣的故事，抛出事物的清單：工會與管理層有衝突，〔美國〕民主黨和共和黨對個人和社會影響構建政府政策的衝突；共產主義與資本主義對壘；我是否應該捐贈給慈善機構或把錢留給我的酒窖。在很多不同的背景中，這都可以發生。

大家撫心自問：若是我們正在經歷轉變，會發生什麼事情？有些事情已經發生。完全群居性昆蟲組群已經歷這種轉變，被生殖抑制所定義。若是生殖機會是由組群決定，不是個體，生活在這種狀況可能是非常強烈的信號，表明已經完成了轉變。此時此刻，人類還沒有走到這一步。但肯定在某些情況下已經出現這種情況。中國的獨生子女政策是跡象。環保運動的政治正確性，鼓勵零人口增長，只生兩個孩子成爲常態。我們還沒有轉變，但肯定有信號我們是人在路途中。

這些是重大轉變的標誌。提醒大家：這是在遺傳衝突和演化過程重大事件的講座中提出的。

在大轉變中，以往各自獨立的事物融合爲較大的整體，失去獨立性。然後，這較大整體的各個單位專注於不同功能，實現了分工。這種分工必須穩定下來，然後在與其他類似單位的競爭中集成新單位和提高性能。組群需要這樣的凝聚力整合，就要抑制以前獨立單位的內部衝突，從而可以有效與其他類似組群競爭。通常在這過程中會出現新的信息傳輸系統。

這些事情在演化史已經發生四，五次：從原核生物轉變成爲真核生物，從單細胞真核生物轉變成爲多細胞生物，從多細胞生物轉變成爲家庭組群，從家庭組群轉變成爲昆蟲社會；哺乳動物也有

轉變，成為為非洲鼴鼠和矮貓鼬之類的東西。

人類的信息傳輸新系統是文化傳播，連同語言。現在我們有平行的遺傳信息傳遞和語言信息傳遞，但彼此可以有衝突。要看看這些想法是否有任何意義，就需要評估階層選擇。這導致個體和團體之間的衝突。我們需要看到會有什麼的文化組群選擇可能在發生，以選擇凝聚力和提升組群的表現。我們需要看到有選擇性等級的衝突如何產生和解決；這是組群凝聚力的根源。

這帶來另一具爭議主體：我們是否有部落社會的本能以及這可能是如何起源。這樣說吧：把大家帶到荒島，一半是綠組，一半是藍組，島上土地劃分兩半。大約六小時內，兩組會發展出綠組和藍組的身份標識，並且開始為了競爭而組織起來。我認為人類自我組織是可以做到這樣的快速。已經有實驗證明。

整體假說是我們卡在轉變中，很可能不能完成；部份解說是在我們目前的文明中，生物和文化的組群選擇正在崩潰。以下細說分明。

階層選擇

以下是階層選擇 in hierarchical selection 的基本問題。大家要集中注意你需要關注的是單位之間變異的分佈。如果種群變異大部分是在組群之內，而各組群彼此差別不大，組群選擇就沒有什麼機會。如存於組群的種群變異是同質性，各個組群各自不同，組群選擇就有更大機會。

選擇的強度，部分取決於各單位從生至死的速度。如組群內的小單位做事非常迅速，而大單位做事很慢，選擇會偏向個體，遠離組群；反之亦然。然後看看每階層的生殖成功和相關的性狀變異。這是課程第一講中有關天擇的四個條件。

生物組群的選擇一般不是有效，思考文化又是如何選擇。這方面近年有很多論述，高端期刊如《自然 *Nature*》與《科學 *Science*》也有。可以看到社會規範是通過模仿而迅速蔓延。

如果新社會規範在一個組群出現，可以很快在組群傳播，迅速讓組群變得同質。這只是因為人類學得快，模仿他人，回應社會壓力，例如政治正確。以上基本是描述「政治正確」的傳播。

道德懲罰可以加速這蔓延，這是非常，非常強大的力量。道德或利他懲罰是這樣的：某人違反了組群規範而被罰。某人不高興，認為施罰者不識相，居然為些小事施罰，對施罰者還以顏色。施罰者為此付出代價。懲罰依然維持，力度足以迫使違規者服從組群規範。

在這個過程中，施罰者付出相當代價，但無論如何，違規者現在循規蹈矩，有利組群各人。但施罰者為此付出代價。如果選擇了這些到處叫罵「不，不，不」的人，實際上是加速了社會規範的蔓延，並迅速在組群中成為常態。

文化組群的選擇過程，部份是滅絕或衍生另一個組群。組群的文化滅絕不需要生物滅絕。羅馬帝國征服高盧人，高盧人沒有死光，只是停止使用母語（凱爾特語），開始講拉丁語。

拉丁語在法國横向傳播，改變了高盧人，不再是使用凱爾特語的半日耳曼社會。人們沒有死去，但文化已死。當前例子可以想想西藏。孕育文化組群不需要生物孕育。羅馬人在二千年前在法國孕育本身的文化。

很可怕的說明，但非常真實。恆古以來，地球某時某地總是有戰爭。不是每組群都時刻開戰，但幾乎不可能找到天下太平的一刻。



看看這幻燈片，算入中國就不得不重新計算 Y 軸，因爲死亡人數大大增加。很難重建中亞或非洲的人口，但可以相當肯定能夠製作類似的圖形。看到這些歷史片斷，要記住人類認爲本身是如何的溫順，那些黑猩猩是如何的具侵略性，以及類似的想法。

假設有另一物種在觀察人類，就會認爲人類是超屌大壞蛋[193]。我想過在生物學啓蒙講座應否說髒話？應否投下這語言炸彈？因爲我要你記住，我用了這髒話。

還有一些其他的證據。特洛伊 Troy 和傑里科 Jericho 這兩座歷史古城[194]。傑里科發掘出有四十二層焚城的遺跡。我在土耳其伊斯坦布爾博物館看到特洛伊發出來的地層。特洛伊戰爭是在第六層。特洛伊城被燒毀十五次。

看看我們偉大的神話，都是圍繞著戰爭：古希臘詩人荷馬的敘事史詩 *Iliad*，印度史詩《摩訶婆羅多 *Mahabharata*》， 德國史詩《尼伯龍根之歌 *Niebelungenlied*》。看看人類有一手的任何文明的歷史，都涉及戰爭。所以有許多機會讓致命的競爭測試組群的表現。大家切記戰爭是普遍存在的。

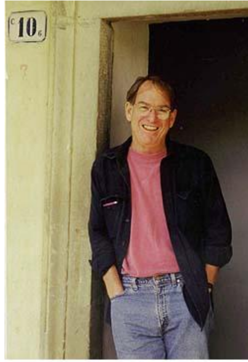
初民的組群基因組之間可能有足夠的差異導致組群之間的致命競爭，終而導致利他主義和組群內部合作的演化。換句話說，我們必須聯合起來，因爲如果我們不相互配合，隔壁那些傢伙會消滅我們。

以上理論模型有必要條件，即是組群內的生殖水平，這要靠小家庭以外分享食物，要靠一夫一妻制和其它合作方式。

---

[193] 譯註：原文是 B-A-M-F, bad-assed mother-fuckers.，不懂翻譯。

[194] 譯註：Troy 是古希臘時代小亞細亞西北部的城邦，現今在土耳其境內。Jericho 位於巴勒斯坦約旦河西岸，耶路撒冷以北。



我提到《自然 Nature》和《科學 Science》有發表這方面的文章。這是耶魯大學畢業生 Sam Bowles。他的父親是肯尼迪任內美國駐印度大使。Sam 是經濟學家，頗為深信組群選擇論；所以主流的演化生物學家對他的著作有一點兒懷疑。他很關心是否曾有一些條件，讓短期私利、理性的自私達爾文模型（經濟人），轉變成為對社會較具同情心，更與人合作，至少在近身組群是這樣。這是他關心的過程。

全球各地有巨大的文化差異


薩摩亞


丹麥


南非

若然有這回事，我們很想知道社會規範是如何在組群中固定下來，例如分享食物或一夫一妻制。文化是非常真實的。組群有文化傳播，這是重要的，不同於生物遺傳的傳播，是真確的事實。全球各地有巨大的文化差異。Sam Bowles, Pete Richardson, Rob Boyd, Joe Henrich 和其他人等認為文化的組群選擇可以解釋社會規範的傳播，從而促進組群凝聚力和表現。



人類傳承出現了語言與文化傳播，大概可能在五萬至十萬年前變得重要。

Ibn Khaldun 是偉大的穆斯林史學家，是當代的政治謀略家。他出生在西班牙南部，縱橫當地和北非政壇，是開羅法律系的優秀教授。

當成吉思汗後裔帖木兒入侵敘利亞，Ibn Khaldun 參軍，連同埃及的穆斯林軍隊保衛大馬士革。大馬士革圍城時，他身處其中。因為他是這麼有名，帖木兒要接見他。於是 Ibn Khaldun 坐在籃子，從大馬士革的城牆吊下來，被帶到帖木兒營地，並留下帖木兒的唯一文字描述。帖木兒本人是文盲。Ibn Khaldun 傳奇一生，他悲慘的站在亞歷山大市的防波堤，眼睜睜看著載著妻子和孩子從西班牙到來的船隻沉沒，妻兒都淹死。Ibn Khaldun 有豐富的政治和人生經驗。

他這樣說：「王朝權力是基於宗教宣傳」，又聲稱阿拉伯人就是這樣取得這些偉大勝利。阿拉伯人在 632 年開始征服鄰國。征戰在伊斯蘭教創始人穆罕默德年代已開始，真至他去世後不久才有真正突破，征服了整個中東和非常迅速在北非傳播。

在耶爾穆克 Yarmouk 之戰，阿拉伯軍隊以三萬人戰勝對手十二萬雄師；東羅馬帝國 Heracleus 的四十萬軍隊也敗下陣來。Ibn Khaldun 宣稱阿拉伯軍隊的文化勢力是來自宗教宣傳。

推薦各位閱讀 Ibn Khaldun 的《歷史緒論 *Muqaddimah*》，非常有趣的著作。早在社會科學真正成爲西方學術的一個門派，他已經闡述人類生活的文化角色，以及政治、侵略和穩定的問題。

規範是如何在組群蔓延？像宣傳這樣的事物是如何在組群蔓延？在這方面，生物學也許爲文化提供處理的方法。我們有多種學習的機制。其一是複製成功、主導和頻繁的事物。

大家可能沒有認真想到，但教育的整體要旨就是盡量讓大家無需通過試驗和錯誤來學習，不必重複犯上前幾代人的錯誤，在二十一歲就達到通曉。怎麼做得到？方法之一是教育。然而，這無法解釋個人代價昂貴的規範得以傳播，例如試圖懲罰對方違反社會規範。

即使付出代價，也要懲罰對方違反組群規範。這是非常強大的力量，強大到足以克服生物遺傳的傾向。這也足以說明爲何有獨身禁欲的修女和神父，爲何出生率下降，爲何有一些事物減少人一生的繁殖成功。

組群規範

組群規範從何而來？現在還不清楚。如果要撰寫相關的論文，文獻有三、四個模型是關於利他懲罰可能是如何演化，以及在什麼條件下會變得穩定。要有相當強大的組群之間的衝突才會有這樣的情況。爲何會這樣？爲何有利他主義？



這是 Nathan Hale，他的個人適合度極度抵觸美國革命軍抵抗英軍所需的社會凝聚力。他從耶魯大學畢業，在紐約當老師，爲美軍當間諜，被抓住並被絞死。時年只有二十一歲，沒有孩子。他的有名金句：「我唯一遺憾是報國只有一次。」他是英雄，社會達爾文主義瘋子。就是這張力。

如何解決這樣的衝突？其實有很多方法可以做到。課程已經提到其中一些。可以把個人的利害關係轉變爲組群的利害關係，無論個人在生活中得到什麼，可以關連到組群做得更好時得到什麼。

組群可能要面對生態的限制，外部風險的威脅會穩定組群內部的互動。可以與親屬合作和爲此而犧牲，這只是簡單的親屬選擇。大家都知道這是如何做到。可以懲罰叛徒，懲罰對方違反社會規範，利他懲罰。

分工變得穩定，肯定會減少衝突，這確保鞋匠不抵觸裁縫，彼此相互合作，各自生產他人所需的東西。雙方都是雙贏。可能有文化規範促進互惠，這是信任的基礎，而信任是合作的基礎。我逐一解釋。

個體利益與共同利益

如何把個體的相關利益轉變成為共同的相關利益？已經談過其中之一：如何讓成功隨機化。基因有成熟分裂。一旦建立機制，讓基因體每一基因有相同機率進入下一代，這結構就讓全部這些基因變得同質。成熟分裂驅動違反這一點，成熟分裂穩定這一點。

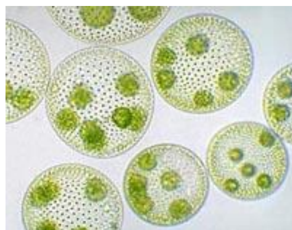
在文化層面，生殖成功可與一夫一妻制同質。因此中國有獨生子女法律，可以與非親屬分享食物。如果組群內競爭是不是可行之計，那麼改善表現的唯一路徑就是整個組群改善表現。大家水漲船高。





組群面對生態限制的例子是貓鼬。貓鼬哨兵無私的搜索天敵和發出警報，大群貓鼬有較好的防衛和進攻。右圖有多隻貓鼬面對角眼鏡蛇。多隻比一隻有更好機會應付。還有短尾鷹這些天敵在上空游弋，貓鼬掉隊，很快就沒命。

離開組群是非常危險，令個體更加願意承擔組群成員的代價。在這特殊物種，代價是只要女皇掌權，雌性成員不能隨意生育。女皇不容許其他雌性生育，趕走懷孕的雌性。這是相當沉重的代價。不過，貓鼬加入組群，否則二十四小時內必死無疑。



個體可以和親人合作，為對方而犧牲。多細胞生物體的結合很容易，因為它們全是源於一個單細胞的無性複製，彼此有 100%的關係。左圖是多細胞藻類的分工：有生成葉綠素的細胞，有產生碳水化合物的細胞和真正繁殖組群的細胞。這是多細胞結構起源的模型。

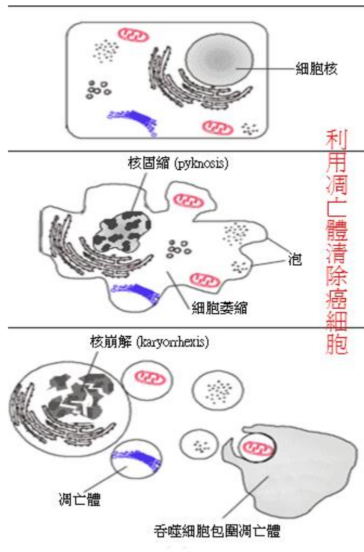


!Kung 族在非洲中部半定居

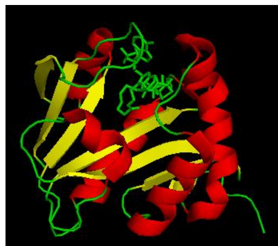


居住在亞馬遜雨林的南美洲原居民 Yanomamo 族

從人類學研究得知許多狩獵採集組群大多是近親。有許多有趣的不對稱分析，而且一些有很大爭議。我認爲頗爲安全的廣泛推論是許多人類組群是近親組成，所以可以見到一直有親屬選擇，而且推動了合作，利他主義和犧牲。



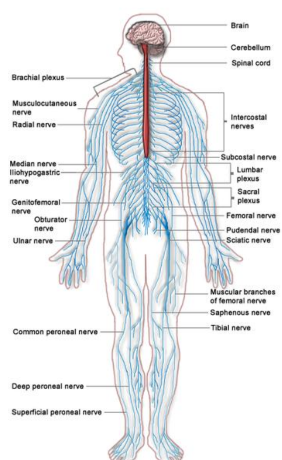
可以懲罰叛徒。例如多細胞生物通過凋亡體清除叛逃的癌細胞。免疫系統肯定有辦法攻擊和部分成功地控制癌細胞。社會組群可以懲罰違反社會規範的叛徒。以下以多個比喻討論多細胞生物和人類的潛在崛起的文化層次融合。



分工可以穩定下來。生物學利用後成（後生）機制；令發育穩定和確保腦細胞長成腦細胞，肝細胞長成肝細胞，全靠後成訊息。在人類文化層面，歷史給出一些方法令分工在文化中穩定下來：行會，階級，種姓，職業，職務說明。



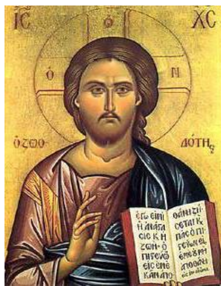
可以促進互惠。在演化生物學，二維表面比混合液體較爲容易促進互惠；人類在二維表面與鄰居對峙。這是 Martin Nowak 研究「合作的演化」的要點。在文化層面穩定互惠，是通過雙贏的經濟交易。交易雙方都有好處，這就是做生意的基礎。



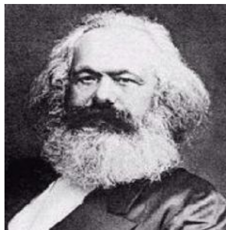
有很多方法解決或抑制衝突，但也存在一些問題。如要把衝突穩定在群組內，很可能需要領導者，在組群內指揮集體，以及基本上掌控外交政策，即是處理組群對外的關係。在多細胞生物，中樞神經系統是領導主角；在崛起的社會組群，領導是類似總統的人物。這領導人不是隨機選擇的，因而有一些問題。組群需要領導人。對權威臣服這種心理傾向，容許有強大，沒有親屬關係的領導人出現。相信爸爸或叔叔，沒有問題。問題是爲何人類在組群中實際上信任沒有親屬關係的某人領導他們？換句話說，這超越了親緣選擇模型。

世界各地大多數人只希望自己做自己的事，與其他組群互動這些繁複事務交給領導者，尤其對外關係是具侵略性。但這是雙刃劍。向權威臣服可能是文化可以著力的人類社會本能，可以讓自私的領導人利用大眾爲所欲爲。自私的領導人可能入侵他國。一定要嚴加控制當權的領導者，美國憲法就是這樣一回事。

能夠迫使領導人追求公共利益的組群，會具有競爭優勢，因爲組群有內部凝聚力。如一個又一個領導人貪污，離棄公共利益，社會失去互惠和信任，最終情況將類似現今的津巴布韋，剛果，蘇丹等失敗國家。捨棄公共利益必然創造失敗國家。自私的領導人有動機捨棄公共利益。



歷史上有一些很理想主義的人，嘗試鼓吹我們應爲組群利益而盡力。Borgia 家族入侵基督教教會，十四和十五世紀時意大利貪污嚴重，Borgia 家族領地佔了意大利北部約三分之一。



馬克思有很多說法類似基督的訓喻，試圖描繪一個理想的世界，人們共享財產，真正的合作，並互相幫助。馬克思的理想被共產黨當權者顛覆；一次又一次，自私的突變體入侵了組群。



1789 年爆發法國大革命。自由、平等、博愛，是非常理想的主義，推翻自私的貴族，從頭建造更平等的新社會。但這理想很快被這傢伙捨棄。



拿破崙的歷史血帳，我認爲他損兵折將約二千萬至二千五百萬。一個非常生動的描述：拿破崙的軍隊波瀾壯闊前往莫斯科，回來時只是小溪流水。



領導人離棄公共利益是問題。想到這一點，想到臣服，愛國，同情，信任；這些情感從何而來？內疚從何而來？爲何感到尷尬？能否設想成年的雄性灰熊會感到尷尬？萬萬不可能。只要有機會，灰熊會吃掉所有嬰兒。雄性獅子一樣。我忍住不批評教會人士。

爲何對離棄公眾利益的人感到憤怒？爲何要懲罰叛徒？我們對叛徒非常敏感，對欺騙我們的人非常，非常敏感。爲何想報復？這往往是惡意，弄巧成拙的事情。爲何我們有循規蹈矩的衝動？這方面有很多優秀的心理學研究。對於循規蹈矩，我們有可怕的衝動。

Richardson 與 Boyd 提出了部落社會本能假說，試圖解釋這些事情。他們聲稱基本上是基因文化共同演化，在基因建立了社會命令，基因利用激素；激素創造情緒，操縱我們的表現型，而這些情緒是文化可以利用的生物著力點。

組群規範影響個體

可以斷言我們的頭腦不是白紙一張。我們進入世界時，部分程式已經編程，一些編程是爲了社會的相互作用。這是大膽的聲言，但有一些證據。

Joe Henrich 是 Rob Boyd 的博士學生。師徒倆以及 Pete Richardson，Sam Bowles 和其他人得到 MacArthur 基金會資助；十五位人類學家去到十五種不同文化，進行同樣的「最後通牒賽局」遊戲實驗。

最後通牒賽局是這樣的。我手上有一筆不大不少的錢，足以讓參加者動心，比方有一千美金。對參加者的指示：「你和對手分了這筆錢，由你提出分錢的方式。如對手接受，就依你的建議分錢。如果對方拒絕，你們兩人一無所得。」

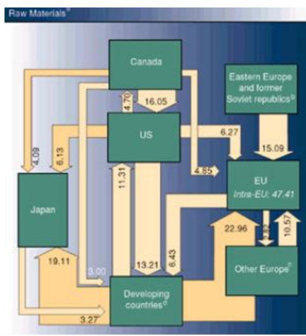
如參加者是經濟人，自私的達爾文模型，會提出只給對手一美元，假設對方認爲平白得到一美元總比一無所有好得多。如對手說：「這完全不公平。我不接受。去你的。」兩人一無所得。

所有參與測試的文化都拒絕完全的自私。每個人都要求某種程度的公平。最糟的情況是 800-200，只分給對手 200 美元。不同文化容忍多少自私，各有不同；自私的實際數額實際上是關係到文化的凝聚力。

要求最多的，例如拒絕 500 美元，只接受 600 美元，是印尼 Lamalera 村的捕鯨人。他們與沒有親緣關係的人同坐小船出海捕鯨，這是危險的行當，彼此依賴對方。因此，沒有親緣關係的人都會合作。他們要求最大的公平。只要求 20%的是秘魯叢林的美洲土著，他們是散落的單戶遊牧組群，很少社會交流和經濟生活，所以願意接受 20%，這是最低的要求。

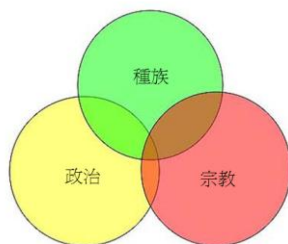
因此看來，生物學對社會情緒是重要的，文化是有影響。生物學提出原則，文化設置參數。這有點像 Chomsky 想到的語言方式。

看來我們展示了很多組群適應的表徵，可能選擇這些表徵的機制是合理的；但是沒有得到大力支持。我們是否融合成爲組群身份，還是繼續因爲私人利益和所屬組群利益而左右爲難？



人類從狩獵採集過渡至農業定居，組群成員的親緣關係下降，組群規模增大，平均接觸不再是親屬，而是與非親非故接觸。農業之前沒有城市。

人們開始從事大規模經濟交易，同時加強和削弱文化組群選擇。組群內的交易促進組群凝聚力，組群之間的交易削弱組群的邊界。圖片是多年前的全球貿易數據，箭形寬度是交易數量，很清楚表明全球經濟一體化，當前的經濟危機也是同樣的表達。全球化強烈削弱組群邊界。



我們現在的組群身份是多方面的。在以往，狩獵採集組群或是中世紀的行會；成員的種族、政治和宗教幾乎重疊。但現在人們同一時間可能屬於身份的不同層面。可以是黑人+天主教+民主黨人，也可以是黑人+穆斯林+共和黨人。

以前這是不可能的。這些舊東西正在崩解。文化組群選擇的力量在減弱，因爲這些身份沒有加起來向同一方向推進，而是推向不同方向。

基本上是經濟心理學和政治學組成的演化社會科學，指出我們停留在個體與組群之間的轉變。這說法有相當多的支持。轉變停滯不前讓人們陷於緊張情況。

但這些結論是有合理可信的論據支持，而要有證據這些可信性的論據才可以達致一致性的水平。一致性是薄弱的邏輯標準。有很多事物是一致，但不一定是真實。更難以證明的是必要性和充分性。基本上要做到這一點，就必須把社會科學改造成爲自然科學，有試驗示範和接納證據的相同標準。

這是長期的大項目，並不容易。最後提醒大家學術界並不完全接受「我們滯留在重大轉變」的概念。我認爲這概念與我所知的證據一致，但我不認爲證據充分。當我脫下科學家和教師的帽子，獨自在深夜靜靜思考這問題，我的直覺認爲這可能是真實的。

第二十三講：科學的邏輯

今天討論科學的邏輯。講座安排在課程這部份是有原因的。各位開始要認真考慮論文寫作，在未來幾星期，各位要判斷閱讀文獻中的科學有多好。

我希望各位想想：什麼是科學，什麼不是科學，什麼是好科學，什麼是僞科學？讓你開始開發自己的標準。這些都是數百年來很多聰明人思考的問題，這個上午只談到幾個重點。

什麼是科學？

科學基本上是對認識論這樣的大問題所提出的文化答案，這就是「我們如何能夠知道什麼？」我們如何知道有物質現實？在西方傳統，這個問題可以追溯到柏拉圖和亞里士多德；在其他主要文化傳統，這些問題都曾有爭論。公元前三世紀，中國的莊子針對這問題有一個有趣的幽默故事。基本上，看看文化的不同部分如何影響社會，這就是科學的作用：就現實的本質，試圖向文化涵蓋的每一個人發出某種客觀信息。

談論這個問題，我基本上假設你對這些問題有基本認識。如果你要趕上這要求，可以用一個月研讀羅素有趣和翔實的《西方哲學史 *History of Western Philosophy*》。

我假設你知道休謨 David Hume 曾表明，推論不是必然無誤地導向真理。這是有趣的觀點，我想很多現代哲學家在一定程度上可能會不同意。基本上，Hume 爭論我們如何知道明天早上太陽從東方升起？事實上，只是有很長一段時間，太陽每天從東方升起，這不能保證明天也是如此。我們需要知道別的東西，以確信太陽明天早上會在東方升起。

事實上，我們找到了。現在有宇宙模型顯示地球自轉和行星環繞太陽這類的東西。這是理論。這是宇宙的模型，有廣泛驗證和觀察，只有瘋子才會否定其真實性。這不同於腦海沒有宇宙模型，只是呆坐觀天，看著每天早晨太陽升起，只有積累觀察的經驗。基本上，Hume 指出只是積累觀察的經驗不會必然導向真理，觀察的所得可能有其他解釋。沒有不同解釋的競賽，我們無從知道太陽在早晨會出現。

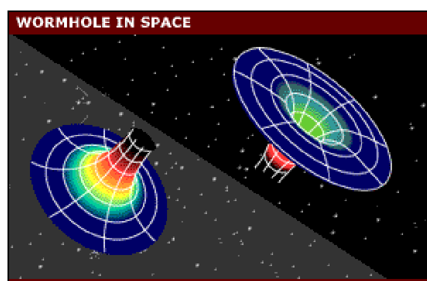
順帶一提，這問題類似 DNA 遺傳密碼這些事物，有點兒接近本課程的主題。1945 年時，Avery 實驗不是完全清楚 DNA 是遺傳物質。即使 Watson 和 Crick 在 1953 年發現 DNA 的結構，仍有人認爲 DNA 可能不是遺傳密碼，可能是一些蛋白質含有遺傳密碼。要有不同方案的競賽，有關鍵實驗，然後積累證據；到了某一地步，只有瘋子才否認 DNA 是遺傳分子，有特定的三聯體密碼等等。

這顯示一項假說如何經得起不同方案競賽的考驗，成爲大家公認的真理。可以設想有人提出一些觀察，說服我們至少在某些情況下 DNA 不是遺傳密碼。但廣義來說，不同方案競賽，通過試驗

示範，導致一些科學上可以接受爲真理的事物。以上的討論，是這些關於現實結構的理論是通過意念競賽中一次又一次實證試驗，大家最終接受最後剩下的意念。

科學家大致上是這樣思考的。他們認爲有物質現實，認爲可以發現物質現實的本質。不是每個人都同意這一點。我們可能最終同意我們已經發現的事物。前沿科學對現實的本質有很多分歧意見；不同方案競賽就是關乎這要點。可以說科學只是限於目前科技，技術和投資可以得到有關物質世界的知識，也只是限於我們可以同意的事物，要取得大家同意可能需要一些時間。

不是全部物質自然都取可以取用。例如，在發明可以檢測海床磁場方向的傳感器之前，我們未能取得板塊構造的證據。傳感器是在二次世界大戰時發明，但實際上大多數證據是在 1950 和 60 年代積累。在發明高通量 DNA 測序技術之前，我們沒有辦法進入生命樹的深層結構。



這些科技進步打開了事物大門，我們才找到答案。目前，我們沒有科技來決定弦理論是否最好的方法來檢視物資的非常精細結構，是否可能有時間旅行，或是太空時間有蟲孔[195]等等；我們沒有足夠的科技讓我們去到這些意念要去的地方。這一切依賴科技的當前狀況。

人們通過辯論各種方案，可以商定彼此同意的部分知識，就是我們所謂的科學，這意味著別人可以複製你的說法。說法必須清楚描述，他人才可以複製。如文章未能說清楚作者做了什麼，那他是沒有做好工作。作者必須寫清楚才能完成這部分的邏輯。

30 年前，我遇上最有趣的案例。我被邀請到斯堪的納維亞半島，因爲當地大學沒有人可以教授現代的行爲生態學。他們迷上了這門新課程，比較形態學專家等等的教授願意讓自己的學生學習這門新興學科，學生完全靠閱讀科學文獻自學。期刊文章翔實描述這門學科，讓他們自學成爲行爲生態學的世界級專家。斯堪的納維亞行爲生態學研究院 Scandinavian School of Behavioral Ecology 已經成這領域的主導力量。

他們做到了，不是因爲有教授的指導，而是因爲人們可以寫出好文章。我很熱衷人們要學習有效的寫作，這是原因之一，因爲好文章可以真正實現文化轉播。我想我說夠了。（譯註：參閱 Shapin〈泵浦與旁證：Robert Boyle 的文學技術, 1984〉）

那麼，人們是如何同意的？這有一些問題。我會略略談到多項工作假說法，談到證僞，談到強推論，談到科學革命，以及究竟哲學家是否比科學家更理解這回事的問題。我會提及意念從何而來；我已經給出多點提示，幫助各位撰寫論文。

[195] http://news.bbc.co.uk/olmedia/710000/images/_710812_worm_hole_inf3_300.gif

我只能蜻蜓點水，不能涵蓋科學哲學的全部要點。提出幾個高點，希望刺激你思考這些事情，或許多閱讀一些。討論這主題有很多不同方法，我選擇了生物學家最關注的問題，所以討論內容不是隨意而爲。好了，先說讓我們回到 T.C. Chamberlain。

多項工作假說法

T.C. Chamberlain 是美國地質學會會長，他發表了精彩的報告，已重印多次。（譯註：參閱〈多項工作假說法〉中譯本。）這是本星期的指定閱讀。他指出我們愛上了自己的想法，因此我們有偏見；當我們檢視數據的模式時，有傾向挑出支持我們見解的部分，捨棄不支持我們見解的部分。若是你對客觀現實有興趣，這是壞事。

如何保護自己免陷此害？他認爲最好的方法是提出一套多項，彼此不同的工作假說，然後衡量支持和反對各項假說的證據。這種方法保護我們不會溺愛本身的想法。

有時，幾項假說都可能是正確的，在這情況假設不是相互排斥，實際上在同一時間都可以成立。這說法有時是真的，有時是錯的。談論特定的分子結構，這說法是錯的。一般只有一個分子結構。技術差勁，才會有幾個方案；技術精湛，只有一個答案。但經常有幾種不同的選擇壓力導致同樣的結果。大家已經看到有性生殖的選擇。雌性選擇雄性，可能是爲了他的優良基因，或是他有大量資源，或是他有性感兒子。事實上，這些都可能在同一時間成立。

事實上，對自己的想法人總是有自私的偏見，要做到客觀，一個辦法是盡量有系統地證明假說是錯誤的。試圖推翻假說，而不是確認；要是假說極爲頑固，不能推翻，沒有消失，那麼也許假說是正確的。

這是 Karl Popper **證偽**標準的背後想法。Popper 是科學哲學家，非常有影響力，維也納學派的成員，這學派還有 Wittgenstein, Carnap 和其他人。這些人強烈辯論如何理順在後量子力學的世界中有意義地發現現實。隨著二十世紀發現量子力學和相對論的理論，知識的基礎變得很不確定。

二、三百年前，人們以爲牛頓已想通了這一切，然後從 1880 至 1910 年，Michelson-Morley 實驗和類似事情證明光速是宇宙恆數，愛因斯坦的狹義相對論是唯一可以理解光速的方法。

後來從光電效應和其他東西發現了量子力學，讓人們認識到科學可能順利巡航幾百年，大家認爲它是正確的，然後發現這是錯誤的。這令我們質疑是否可能再次發生？是否可能在我們沒有預期的地方發生？我們如何面對這一切？

答案之一是 Popper 的證偽標準。他指出我們永遠不能真正證明經驗說法是正確的，因爲總有其他可能的替代方案。我們可能不知道這些替代方案，這是我們沒有想像力，這不是邏輯的失敗。但是我們可以證明事物是虛假的。Popper 稱這是科學與數學的區別。你可以證明數學定理，你

不能證明科學的觀察。真正的證明是在任何時候，任何地方都是正確的。

可能你心存疑慮，宇宙萬有引力，DNA 是遺傳密碼和類似我們知道的科學事物不就是正確真實的嗎？我的說法是科學與數學的區別在於數學是 100%肯定，科學是盡力接近 100%的極限，99.99%或甚至更接近。數學只是邏輯上正確，科學是關乎經驗實證。

由於這個原因，Popper 建議，「**證偽** falsifiability」區分科學與非科學。如原則上可以證明事物是虛假的，如果可以想像某些觀察能夠證明事物是虛假的，這是「科學」的範疇。若是你無法想像有什麼觀察可以證明事物是虛假的，這是「非科學」的範疇。Popper 就是這樣區分科學與宗教。

我的個人感受是我們信任一些屢經強力考驗，依然屹立不倒的想法。對我來說，這是判斷人們是否研究自然科學的最佳標準。自然科學不是要確認觀點，而是盡可能批判，出盡法寶都不能推翻。

強推論

化學家 Platt 或多或少身體力行；這星期要求大家閱讀他的文章〈強推論〉(參閱中譯本)。Platt 是走進生物學的物理化學家，他問自己「為什麼某些領域的進展比別的快？」他自問自答：「噢，其實我們都知道。他們有好方法，就是所謂的強推論。」

Chamberlain 制定替代假說。Popper 設計實驗來排除假說。實驗做得好，別人不可以跟你爭論，然後重複程序。Platt 說，取得進展的人們做到這一點，沒有取得進展的人不這樣做。

分子生物學創始人之一 Leo Szilard 對此的評論曾在函件中引用，他認為酶是如何引起，蛋白質如何合成，抗體如何形成這些問題可以做實驗，可以很快完成，只需要做幾個實驗。因此，實際上如聰明人只是處理這個問題，很快就可以解決。野心勃勃的年輕科學家添上一句：「基本上這是老問題：實驗可以如何的小規模和優雅？」顯微鏡學家通常參與測試替代方案，這位描述式科學家說：「各位，離題了。這是科學的哲學，不是我們實際做的事。」Szilard 反駁：「我不是與三流科學家吵架，我是與一流科學家吵架。」稍後有位仁兄喃喃自語：「我應否自殺？」所以，你看人們為此掀起軒然大波，外面世界有一些頗為自大的人。

那麼，這如何用得著？我見過的最佳示範是 Tom Pollard 的講座，他描述他是如何想出細胞移動，細胞移動如何利用肌動蛋白纖維；這是強推論的傑作，無懈可擊。

那方面做得最好？有什麼單一機制，什麼結構？強推論在這種情況的效果真的很好。若是有幾個不同的正確答案，有多重因果關係，強推論不會發揮得好。分子和細胞生物學屬於前者，生態學和演化學屬於後者；自然學科屬於前者，社會科學屬於後者。但強推論是很好的理念，很好的起點。定出好標準，看看可以朝著標準走多遠是好事。

舉例來說，基因在環境中相互作用造成表現型。導致心臟病，不僅僅是基因，也不僅僅是環境。可以利用實驗和假說來了解這些相互作，顯然這是我們想知道的要點。但是看看心臟病的所有成因，至少有五、六個，而且彼此互動。有人死於心臟病發作，往往很難說是什麼原因導致病人死於心臟病發作。

在天文學，地質學，古生物學或分類學這些領域，強推論實際上無計可施。在這些領域不能做實驗，只可以觀測，所得的精確結果令人信服。強推論不能涵蓋這些描述性科學。

我所知最極端例子是這個。量子色動力學預測精細結構常數，得數是定點後很多很多小數位，預測的精密程度類似華盛頓和三藩市之間距離，準確度近乎紙巾的直徑。如果理論的定量預測是如此精確，就無需一些容易出錯的實驗來驗證。只需衡量那些精細結構常數，如得數是有這許多小數位，可以認定這理論捕捉了現實的一些重要本質，值得注意。

沒有實驗證明，但大家都接受了大陸漂移和宇宙大爆炸。感謝上天研究宇宙大爆炸不用做實驗。若是進行實驗，將會是多麼令人興奮。大家可能要考慮，如強推論是優秀的科學範式，那麼爲何我們現在樂於接受大陸正在漂移和以前曾發生大爆炸的觀念？

有這樣的解釋：理論作出了一系列預測，許多預測得到觀察所得的證實；不是通過實驗，只是觀察。如考慮其他替代理論，譬如七大洲在地球上的位置，或是宇宙的殘餘輻射，或類似的東西，會發現替代理論的解釋不是那麼令人滿意。

革命科學

在科學上現在還有一種可能性，那就是革命科學這個浪漫範式。Thomas Kuhn 的 1962 著作《科學革命的結構 *The Structure of Scientific Revolutions*》是精彩的哲學修辭文本。

Kuhn 一直是物理學家，後來研究科學史。他是哈佛大學的初級院士，他以天文學的兩個概念說明科學的革命。文藝復興時代之前，古人認爲地球是宇宙中心，其他星球都環繞地球運行。這學說稱爲地心說（或稱天動說）。古希臘的托勒密 Claudius Ptolemy 將地心說模型發展完善，所以又稱爲 Ptolemy 宇宙模型。文藝復興時代，哥白尼 Copernicus 提出「日心說」：地球環繞太陽公轉。其後，Galileo 伽利略和後人製作宇宙模型，指出地球是繞著不起眼星球旋轉的小星球，處於一個星系的邊緣，而這只是億計星系的一個。

Kuhn 形容這種改變世界的看法爲科學革命，是範式轉變，改變了我們看世界的整體方式。還有其他的革命，例如牛頓、愛因斯坦、板塊構造。

範式轉變可能是十分深刻，在鴻溝兩邊的人們無法溝通。這一方知道大陸板塊在移動，如對方沒有這樣的地質知識，雙方根本不能有意義的交談，因爲看世界的方法有了極爲深刻的改變。

如果這確實是真的，那就要等老一輩死去，新一代才可以接受新見識。年輕的革命家會面對老一代很多阻力；年輕人的慰藉是「我們比他們活得長久。」

我認爲這是有趣的問題，像達爾文這樣的人其實是革命家。沒有誰比他曾如此深刻地改變了我們思考人類狀況。

但達爾文不想成爲革命家，他想成爲英國上層中產階級，與人和諧共處。他是保守派，希望被建制派認可，所以他巧用心思，試圖讓自己被接納。

古爾德 Steve Jay Gould 不是真正的革命家，但他希望人們承認他是革命家。回頭看看 1965 年，當時他是哥倫比亞大學的研究生，曾記述他與 Kuhn 認識的經過，深受革命科學是偉大科學這想法所誘惑，希望成爲其中一員。毫無疑問，Gould 有重要的想法，但想包裝成爲範式轉變，深刻改變人們如何看世界。他是過火了，言過其實。人們對他有微言，因爲他發表一些沒法真正得到支持的說法。我認爲這確實不幸，因爲他有一些重要的意見，只是推銷過火。

作爲革命性的科學家，是否值得擔心？對於我們目前是否作出有影響的貢獻，我想大家都必須保持謙虛。歷史決定一切，在我們死後歷史會咀嚼我們的貢獻。只有歷史可以識別重大的科學進步。即使拿到了諾貝爾獎，正在經歷這一切的一代人很難確定這些貢獻是真正的根本，因爲這需要角度和時間。如身在現場並糾纏其中，自己評估本身的貢獻是不可靠。回到 Chamberlain，我們都喜歡本身的想法，所以都傾向認爲我們正在做大事。這不必然是真實的，要留待歷史評價。

因此，導致改變的最好辦法，是把目前的事態盡力向前推。目前的科學現況，Kuhn 可能形容爲枯燥的常規科學，要盡力向前推到極限，看看在那些地方崩潰；從長遠來看，這可能是最有效方法真正造成重大的科學進步。

以 Michelson-Morley 實驗爲例，實驗只是測量地球環繞太陽公轉和向其他方向運動時的光速，他們發現兩個方向的光速是一樣的，即使地球公轉速度是每小時幾十萬英里。這是很好的例子，造成了危機。生物學史沒有還有很多實驗有這樣的影響，但也有一些。1945 年的 Avery 實驗確定 DNA 是細菌的遺傳物質。還有其他的。

若是試圖革命，又力有不逮，最終不勝負荷，趨於崩潰。Kuhn 對此有嚴厲批評。在 Kuhn 的文章，「範式 paradigm」有七、八十項意思。是否要擔心科學革命，是否值得努力成爲革命科學家，我認爲是要認真討論的問題。

後現代主義又如何？後現代主義有不同定義，我覺得有一些很有意思，值得一讀。人們談到後現代，通常想到文學批評和哲學的法國學派，想到 Jacques Derrida，Lacan 和福柯 Foucault。他們有見識，我認爲有教養的都應該學習這些智力裝備。

我特別欣賞福柯。福柯討論的事情很有趣，例如瘋狂的定義是否目前社會權力結構的功能？我認爲這是有趣的問題，我認爲在一定的程度上，這是有一些歷史證據。我認爲這關乎一些重要的問題，較多是關乎社會科學的文學批評，而不是自然科學。

但是這門派的學者決定把這文學觀念的裝備用於自然科學。他們針對 Kuhn，因爲如果能夠證明科學包含一系列的革命性範式轉移，這意味著科學較多是社會建構，較少是經驗驗證。因此，範式像是在一個時期的集體歇斯底里，下一個範式是另一個時期的集體歇斯底里，沒有什麼事發生，只是人們彼此傾向同意現實的本質，但後來他們改變了主意。

大部份科學實際上不是根據 Kuhn 的科學革命模式前進，而是積累屢經測試的假說，大多數是遠小於範例，碎步前行。因此，科學革命不是建立於 Kuhn 描述的哥白尼革命。科學也曾成功描述自然事實，並沒有隨著科學進步而改變。

擱心自問：在何種意義上，牛頓在愛因斯坦之後依然正確？嗯，他是正確的，足以讓人去到月球。不需要愛因斯坦那樣正確人才可以登月。我認爲，在這種比例規模，只是偏離了幾米或幾秒，而不是幾公里等等。

在重新發現孟德爾 Mendel 的遺傳傳播定律之後，達爾文在那些方面依然是正確？2009 年是達爾文誕辰二百週年，大家熱烈慶祝。在一些非常重要的論點，達爾文顯然是正確的，有一些論點他是錯的。科學後來區分了錯與對。

要點是當自然科學界著力於當前任務，專注於重要問題，實際上可以告知現實事物的本質，這不是處理一次又一次的集體歇斯底里這樣的東西。

話雖如此，有些溫和的後現代主義者說：「是的，但這些被測試的問題會因爲社會和政治背景而有偏差。」我認爲這有一些道理。如科學是由女性主導，她們測試的問題是不同於男性主導；我認爲這有一些道理。我也認爲由馬克思主義者主導，他們測試的問題會不同於資本家主導。

但我認爲，客觀權衡替代方案將導致所有這些不同的傳統最終到達同一點。由於大自然不理會是男是女，是馬克思主義或資本主義；大自然只會給出答案。

我們能夠同意科學是知識共享，這並不意味科學是一種社會建構。科學經由社會互動的人類積累，這並不意味科學是隨意的。科學在進步，不斷擴大我們可以同意的現實部分；最終，現實是經過這麼多的方法審核而匯聚一起，任何獨立的知識傳統終將匯聚於實際的現實。

以佛教傳統或基督傳統或任何傳統啓動這進程並不重要，最終命運都是物理學的量子色動力學，最終命運都是細胞生物學和演化生物學。

科學哲學家在爭論科學家實際做了什麼，什麼是最好的方式；我認爲這很有趣，但科學家從中要記取：我們都可以批評我們提出的假說，相關的測試要站得住腳，以及我們能夠同意那些站住腳的假說。

如果我們都同意彼此以文明態度批評對方，堅持只接受建設性批評，同意只會提出建設性批評，因爲我們希望有替代方案，知道這是準確描述現實的唯一方法，那麼我們可以做到好科學。我不認爲我們有比以上協議更好的哲學說法。

要成爲科學哲學家，可以天花亂墜；這是另一個問題，另一個領域。但正在工作的科學家至少要認識到有這樣的東情發生。

以下是西方哲學的兩分鐘速成課。開始時，哲學的本質就是我們現在一般教育，一般學習。然後有部分成熟了，其重要因素已無需辯論，所以自成一系。

首先自成一系的是數學，然後是物理學。約在公元前二世紀，數學分裂出去。大約在伽利略和牛頓之間的時期，物理學分裂出去。天文學很快追隨。十八世紀有了 Lavoisier 等人，化學分拆了。然後在十九世紀地質學和生物學成爲特殊學科。

餘下的知識領域，我們稱之爲哲學，以前是全包的。哲學基本上是一些非常有趣，但我們仍然不是很明確的議題。

既然如此，科學家基本上已經同意如何進行，又應否接受哲學家的意見？哲學家往往彼此不同意他們談論的主題。我認爲科學家不應該接受哲學家的簡單處方，尤其是他們沒有浸淫於科學，但科學家應該聆聽這些門外漢的觀點和理由，不應嗤之以鼻。哲學家往往是非常聰明，提出好點子，但可能沒有足夠的實踐經驗以了解他們的觀點有什麼區別。

創造力

我想提到的最後一點是創造力。意念從何而來？畢竟我一直談論科學是替代方案的比試；有了替代模式，替代假說，讓它們比試，這是我們可以使用來嘗試認識現實的工具。

研究意念從何而來，我所知道的最成功的例子是 Jacques Hadamard 的《數學領域的發明心理學 *The Psychology of invention in the Mathematical Field*》。他是偉大法國數學家和物理學家 Henri Poincaré 的弟子。Hadamard 的個人研究議題是數論，想了解質數在實線的分佈。

但他也迷上了人們如何得到這些偉大的意念？畢竟，他已師從 Poincaré，知之甚深，當時愛因斯坦也在形成他的想法。於是他訪問了 Poincaré 和愛因斯坦，寫下了他的發現。這本書是採訪而成

的歷史。

Poincaré 憶述他當時在研究二次形式的深奧數學問題，但並無寸進，極爲沮喪，於是放在一邊。兩個月後，他在巴黎登上公車，腦海中突然浮現解決方案。他說：「我坐下來，只是做一些筆記。我知道回家後能夠寫出整個方案。」

這幾乎就像 Coleridge 在 1797 年做夢，醒來揮筆直書〈*忽必烈 Kubla Khan*〉，可惜被鄰居敲門打斷了思潮，未能完成整篇詩作。Poincaré 非常肯定他能夠回憶寫下整件事情，他做到了，回家寫下他的二次形式文章。Kekulé 作夢蛇反咬自己的尾巴。愛因斯坦也有描述類似的事情，令他想到狹義相對論。

事情的次序似乎是這樣的：有一段時期努力研究，強迫自己走向極限，試圖找出解決難題的方法。然後一覺醒來，或是兩個月後，腦海開始有些想法，連結相關事物，這試試，那試試，但總是被日常的混亂與喧囂干擾。現在有 iPhone，微博，有很多雜亂和喧囂，我在說話時各位可能在上網。重點是如果可以簡單地把所有東西放在一起，集中精力把事物連繫，讓潛意識發揮作用，點子會驚奇地出現。我們比我們以爲的更有創意。

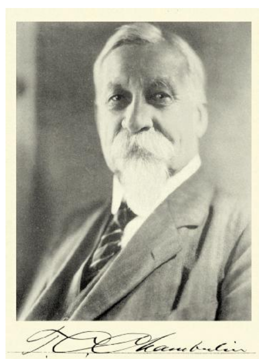
不是任何人都有這些事情，只會發生在那些自己努力，做好準備那些人。整體來看，關於世界如何運作的創意新想法，可以來無影。在科學假說的比試，新意念可以來自任何地方，但往往只有努力研究事物的人才想得到，他們有原材料。

順帶一提，年輕人的頭腦經常浮現這些原材料。在數學和物理學，這些年輕人往往是 20 至 30 歲；生物學是 30 至 40 歲。不同課題要求更多的背景準備。這些意念經過嚴格測試，去蕪存菁的成爲我們所謂的科學。

最後一句：什麼是重要，什麼是不重要？如果改變了我們的世界觀一大塊，這是重要；如果只改變一小塊，不是那麼重要。越重要的意念，越多改變人們思考現實的本質。

下一課談論生態，餘下的課程是關於生態和行爲。

原文：The Method of Multiple Working Hypotheses by T. C. Chamberlin, 1897



多項工作假說法

這方法可避免像父母溺愛某一喜好理論。

因爲研究方法是這一節的主題，我誠惶誠恐選擇了「多項工作假說法」在研究、教學和市民生活關係的應用作爲主題。

學習有兩個基礎門派。一派是試圖緊貼追隨前人的道路，或是記下前人的研究成果；這只是二手、模仿、或拿來的學習。另一派是原始或創造的學習，在發掘新的真理，或重新組合真理，或個別總合真理時，要求獨立或至少是單獨思考。無論僅是思考前人的思想，都要盡力獨立或單獨思考。這學習的習慣不要求學習的題目材料是嶄新的，但思考過程和結果必須是個別和獨立，不是僅僅依循前人的思路，最終只有預定的結果。歐幾里德問題（幾何學）正好說明前一派的方向；第二派的方向是在已知和舊有的範疇內，用本身的方法或明顯是本身的想法來說明同一議題。

創造性學習最適用於在於那些部分是已知，然而仍有更多是未知的學問，例如我們這些博物學者開發的領域；我們的目標是改善學習的創造階段的方法，雖然不是全都如此。

有三種思維方法取自迄今歷史過程的三個階段，或許未能審慎預測未來的可能演化。很自然的，目前我們提出的方法似乎是有可能達成的。這三種方式可稱之爲：首先是主導理論 Ruling Theory。其次是工作假說法 Method of Working Hypotheses，其三是多項工作假說法 Method of Multiple Working Hypotheses。

在智力發展的早期階段，知識領域頗爲有限，往往由單獨個人掌握。被公認爲智者或亟欲追求這美譽的個人，覺得要成爲萬事通或是人家認爲是萬事通，才算名副其實。人們也期望智者和學者能夠解釋任何新出現的事物。因此，一方面是個人的尊嚴和野心，另一方面是眾人的期望，合而爲一的假設是智者無所不曉，聰明敏銳可以解釋任何新事物。這種傾向一直繁衍到現代，成爲知識的偏向，雖然已經放棄所謂知識萬萬通的矯情造作。一如早期的情況，依然有一些人的習慣是匆匆忙忙解釋新生事物。聰明敏銳的智者，首要責任是走到前線火速解釋。解釋事物本身是值得

稱讚，但在嚴謹研究之前就放炮是要不得的行爲。要解答「爲何如此？」這些問題在稍後階段值得推薦，但之前先要找出這是什麼。先要有完整的事實，然後才是解釋。

未成熟的理論

倉促解釋的習慣，導致暫時性理論快速發展。在保持自我一致的衝動下，對某些事物提出的解釋，必然用於解釋類似的新事物，很快就發展出一套通論來解釋類似原先事物的一大堆事物。這套原先倉促而得的通論可能不堪仔細推敲。這通論有一段時間坦誠自認只是暫定。然而人們的思維被暫時性精神和略爲坦率的想法蒙騙，以爲滿足了道德責任，自欺欺人以爲這是謹慎公平地朝向最後真理。這未能察覺到如觀念和調查只是局部，無論有多少暫家理論都不能視爲最終的信念。要滿足道德責任，不是因爲結論來得遲緩，而是要完整、全面與不偏不倚的調查。

就是在初步階段，裝腔作勢發揮了蒙弊的影響。有言道：愛情是盲目的，個人領域有這樣的情況，知識領域也有同樣的情況。對知識的感情固然是刺激，也是獎勵，但智力過程勢必陷於不義。一旦有人對事物現象提出看來滿意的解釋，一旦他的智力子女出生，以及隨著解釋成長爲定論，對智力子女的感情越來越深，因此雖然他視之爲暫定，這仍然是親切的暫定，不是沒有偏私的暫定。因此，一旦腦海充滿這樣的父母感情，很快就採納了理論，不自覺的選擇和放大符合和支持理論的事物，以及不自覺的忽視不符合的事物。對那些符合理論範圍的事物，沾沾自喜；對那些似乎不符合理論的事物，淡然處之。心有偏好，所以本能上特別搜尋支持的事物，同時也下意識地利用理論迫使事實符合理論。當這些偏頗的傾向固定下來，腦袋很快退化到偏心的家長式作風。搜尋，觀察和解釋事物，主導的是對青睞理論的感情，直至作者或倡議者認定這已是無可置疑。理論然後迅速上升到主導地位，指揮和控制著調查，觀察和解釋。被溺愛的孩子很快長大成爲主人，任意指導其作者。就這主題而言，這腦袋之後的歷史只會是主導概念越來越主導。

簡單總結，演化是這樣的：未成熟的解釋轉化爲暫定理論，再成爲被採用的理論，然後成爲主導理論。

到了最後階段，除非理論剛好是正確的，不然所有最好結果的希望都消失了。肯定的是，被錯誤主導觀念主導的研究者也可能找到真理，他的錯誤也許促進他人的研究，但情況實在令人遺憾。這本應是簸穀過程，但灰塵與糠殼與穀粒混在一起

主控理論徘徊不去

如上所談，主導理論在研究初期佔重要地位，是幼稚心智傾向的表達，但在這情況中應用在較高層次的活動。因爲在發育初期，情感的比例是高於後期。遺憾的是這沒有隨著研究初期結束而終止，在許多情況下延續到今日，見諸通曉百科的學者和僞科學家。

主導理論法的缺點顯而易見，錯誤是極爲嚴重。若要指出核心的心理錯誤，我認爲是應由值得信賴，不偏不倚的智慧佔據的地位，竟然被偏頗的智慧入侵。

只要智慧處理的主要是無形事物，這思維習慣就可能延續和維持主導優勢，因爲無形事物本身主要是主觀的和可隨意塑造；但一旦研究認真投入到實在的大自然事物，有其嚴格特點和嚴謹規律，主導理論法的缺點變得顯而易見。要致力改革。首要著力改革的是壓制。改革倡議者強調理論應有限制，並應致力於簡單地確定事實，努力讓科學研究是刻苦經營，不是興之所至。基於狹窄思路的理論已導致明顯錯誤，因此要嚴正譴責理論。改革的要求不是適當控制和利用理論作業，而是壓制。只需回顧過去十多年，可以看到當時的改革風潮，其缺點在於其狹隘和壓制。亟欲以求了解事物的成因，是人類智慧的最崇高理想。尋求解釋及發展理論的傾向本身是值得讚賞。利用不得其法才應受到譴責。若是追求的目標只是一堆了無意義的殘缺事實，學習的活力便迅速消失。

簡單鎮壓式改革的低效率越來越明顯，改善著眼於工作假說法，被認爲是當今的科學方法，對此我不敢苟同。工作假設法與主導理論法之不同，在於這是用來作爲確定事實的手段，其主要功能是建議研究的路線；研究不是爲了事實。主導理論法的刺激是尋找支持理論的事實。根據工作假設法，尋找事實是爲了最終歸納和論證，假設只是妥當發展事實和事實之間的關係，爲最終歸納而安排和保存材料。

可以注意到這樣的區別不是黑白分明，工作假說法極爲容易淪爲主導理論。對假說付出感情，可以和對理論付出感情一樣的容易，這方面的論證可能成爲另一方面的主導激情。

相關的假說：假說家族

若是全心全意追隨，工作假說法是主導理論法的顯著改善，但也有其缺點，最好的說法是假說容易變成主導觀念。爲防範於未然，要提出「多項工作假說法」。多項工作假說法與前者不同之處，在於其原始概念與暫定解釋的多項特點。這是針對其他兩種方法的根本缺點，即是智慧淵源的偏頗。此法致力於發掘出新事物的每一合理解釋，就成因與歷史開發每一合理的假說。研究人員因此成爲假說家族的父母，父母疼愛所有子女，不會萬千寵愛在一身。此法的本質足以抗衡偏愛的危險；這是本法與前兩種方法根本不同之處。研究人員首先置本身於熱誠的憐憫，與研究有關的每一假說都有親子關係（即使不是己出，也屬收養關係）。情感本性的偏愛得到中和，研究人員以自然和正直的思想態度進行研究，很清楚地知道一些智力子女在成熟之前會死亡，但亦感受到其中幾位在最後結果出現後仍然存活，因爲研究總結通常涉及多個因素，不是單一因素。如追隨單一假說，可以想像會導致單一的解釋概念。適切的解釋通常涉及許多成份的組合，在混合的結果佔不同比例。真正的解釋因此必然是複雜。多項假說法尤其有助於對事物的複雜解釋，也是主要優點之一。

人們往往把一個現象歸因於單一因素。找到一個成份，就輕易滿足，而失諸理解這只是整個研究其中的一個因素，或許是次要的因素。以美加交界的大湖區盆地的成因爲例子，不同學生提出各種假說，各有事實的有力支持，在某程度上是言之有理。實際上可以證明盆地是冰河入侵前的河谷，因出口堵塞而形成。這說法有一些真實性。同樣也可以證明盆地曾被冰塊佔據和挖掘開鑿，冰河挖掘的說法也有事實支持。還可以證明盆地下方的地球外殼是向下彎曲，地殼形成曾影響盆

地形成。依我的判斷，每一說法都不是這現象的完整解釋，必須全部考慮，也可能要有其他成份補充。因此，問題不僅是要決定涉及那些成份，也要決定每一成份在產生這複雜結果時的方法和程度。冰河作用前的侵蝕，冰河侵蝕或地殼變形這些單一假說不可能解答問題，只有包涵全部以及這現象涉及的任何其他成份的多項工作假說才可以做得到。

多項假說法本質上促進完整性，是其特別優點。工作假說的價值主要取決於能夠指出可能被忽略的研究路線。微不足道的事實，如對假說有因果關係的影響，就突顯其重要性。舉例而言，達爾文假說在過去二十年的研究有重大影響；但單一工作假說可能把研究導向單一路線，忽略了其他同等重要的線索。因此，這促進了某方面的研究，但研究是不完整。如平等看待與主題相關的全部合理假說，可以想像結果必然是完整，這是此法的本質。

利用多項法，各項假說的相互作用擴大了各自的已知範圍，彼此之間的矛盾磨滅了各自的判別稜角。多項假說的協調運作大大加強了分析的過程，標準的開發和實證，以及敏銳的判別。

多項法的自然結果是過程變得豐富。各項假說有其自我標準，檢驗方法和展示真理的方法；如一群假說涵蓋主題的各方面，多項法的總體結果是完整和豐富的。

使用本法培養某些特有的思維習慣，值得注意；作爲教育的成份，其紀律價值尤其重要。經多年痛下苦功，多項法培養的思維習慣是類似此法本身，可視之爲平行或複雜的思維，不再是線性次序的簡單想法，思維過程變得複雜。腦袋似乎有能力同時檢視不同觀點，似乎能夠同時以分析和綜合的眼光審視事物。這類似研究山水風景：腦袋同一時間接收和協調處理千萬條思路，形成複雜的印象，全都記錄下來和研究。我自認對這過程的解釋不夠完備，以此爲事實無疑是挑戰傳統心理學。我向各位博物學者推薦，各位想必能從本身經驗引證。

本法的缺點

本法有其缺點，美好事物總有其缺點；這思維習慣是研究的良方，但有表達的困難，顯然很難用口頭陳述。語言只能每次表達單一思路，表達順序必須符合語言習性，速率低下。複雜思維模式尚未高度開發，只有一條主導思路，其他的成爲從屬，表達不至於極爲困難；但多條近乎相同的思路同時充滿著觀點，顯然選擇時有困難，令人望而卻步。況且文字不可能表達思維運作，從而在默然無聲的思想過程中停止使用。文字與思維因而失去了人們習慣的線性默然思考和以語言表達思維的密切關連。實踐本法，有人會變得沈默寡言。

教導年輕學生學習此法，有類似困難。學生討論單一理論或接受簡單的解釋，比理解和評估澄清真相所需的多個因素來得容易和更有趣。舉例說明：學生更有興趣知道大湖盆地是由冰河挖掘形成，不情願去設想有三個或更多因素同時或先後發揮作用，也不情願去估量各因素做到了什麼。複雜與量化，對學生的吸引力遠遠不如有經驗的研究人員。

多項假設與實務

我們不習慣把工作假設法應用於教學或日常生活，一般視之爲一種科學方法。愚見認爲此法應用於實務的價值足以和事情的重要程度相提並論，尤其是研究之前的那些尋問與調查，而不是實際執行。處事妥當，先要調查妥當。在科學研究用得著的優秀方法，也是這些調查的優秀方法。我就這主題作簡短說明。

教育一如研究，要有理論。尋找教學良法，往往基於假設有專屬流程，讓所有學通過，最後得到最佳成績；因此以往的教學研究主要是關於「何爲最佳方法？」，而不是「不同方法有何特別價值？在不同教學工作如何應用不同優點？」。舊有的信念主要是教學均變說的信念。（譯註：作者是地質學家，舉例也是地質學術語。均變說 uniformitarianism 的核心意義是：現在是過去的鑰匙。可是這個看法包括兩個主張，一、古今同律：用以解釋古今地質的自然律相同；二、古今同率：現在觀察到的變化率，同樣適用於過去與未來。錄自王道環文章]。）

但腦袋的能力和功能大概一如事物的特性與功能一樣的多樣性：假設在任何和全部情況下，任何教育程序的任何特殊方法，是較其他方法更有效；或是假設單一解讀原則可適用於所有自然事物；兩者都是同樣的荒謬。思維方式無限，思維組合無限，程序排序無限，在不同狀況下不同方法的優勢幾乎是不說自明。事既如此，教師面對的問題是如何選擇和修改以適應可能發生的任何具體問題。重要的是教師有準備應付任何情況和思維狀態，一旦變成實際狀況就可以知道和準備面對突發事件。

研究人員掌握多項假說，有事發生時更容易見到事物真相和重要性；教師有隨時可用的假說法全面裝備，更能理解實際情況，更精確衡量其重要性，更能應用配合情況的方法。

多項假說法應用於日常生活，一如人生狀況是變化不定，但某些一般形勢可視爲整體的典型。剛才提到關於教學方法的應用，稍作修改即可適用於大部份其他工作。通常我們接受任務時，並不全知道涉及的所有因素，或是以後的全部可能發展。因此，最重要的是當「可能」成爲「現實」時，要有準備去正確理解這些不可預知因素的性質、意義及影響。若是因先入爲主的理論而一葉蔽目，幾乎肯定會誤解事實，錯估議題。另一方面，若是心中假說能預見可能發生的突發事物，事情發生時將更能理解真正事實。腦袋不爲預期會出現的必然狀況這偏見的影響，思維保持開放和警覺任何狀況都可能出現；情況出現時，預先已有安排能正確認識情況。

多項假說法還有好功效。腦袋已預見可能發生的狀況，爲任何可能情況做好準備，因此是有備無患，兵來將擋，不會只懂得自古華山一條路，不顧是否有大石擋路，只是穩妥掌舵，順潮逆水都能夠安全航行。

誠然，勇往直前，不怕障礙，無懼險阻，排除萬難，亦是成事良策，有時能力挽狂瀾；但更多的是焦頭爛額，一敗塗地。只要理性顧及未知因素，或許能導致成功。勇往直前，有成也有敗。

猶豫不決的危險

腦袋習慣了多項假設法，會隨著事實平衡的上落而路線搖擺。這是本法的本質，大致而言，這是真正的方法。然而，跟著證據走有可能退化爲猶豫不決。腦袋不一定能夠精確平衡各方證據，在執行任務時能夠決定各項假設的機率；有可能因爲這些偏見而偏離正軌。本法的應用因而要有一些限制：穩步追隨稍差的路線，效果勝於三心兩意，勝於在路線之間搖擺猶疑。

運用此法另有密切相關的危險。在本法的最高發展階段，腦袋對每一事實證據極爲敏感；猶如精密天秤。一邊放上微粒即有振動效應。處理日常的粗略生活，這樣的天秤可能過於敏感，沒有實在價值。化學家的精密天秤不適用於日常生活的粗糙物品。拿出結果或許比精確度更爲重要。腦袋可能過於注重證據的平衡，在尋求精確結果時過度猶疑，浪費時間。在粗枝大葉的人生，略欠精確但迅速快捷可能更好。快速決定或許有一些錯誤，但往往比花費時間追求精確結論來得實際。

多項假說法尤其適用於社會與人際關係。這些關係涉及重要因素：我們對他人的判斷，識別他人行爲的本質，解讀他們的動機與目的。多項重假說法運用於此，與主導理論或單一工作假說法有明顯差異對比。我們習慣以理論來解讀他人的行爲。兒童的無意識理論認爲好就是好，壞就是壞。兒童預期好人只做好事，壞人只做壞事。好人也會做壞事，壞人也會做好事；這樣的想法與兒童的思維模式相差太遠。遺憾的是很多人在處理社會與人際關係時，還沒有脫離童年的主導理論。

許多人更進一步採用類似於工作假說的方法，對他人的行有某一假設，並以此假設來解讀。這有別於兒童思維：假設好的全好，壞的全壞；但心理上依然有強烈假設，有不良印象的人，行事也不會出於好心。要有正面證據才可以推翻這樣工作假說的影響。

多項假說法廣泛的假設他人行爲的本性。行動，以及整體道德特性都可能各自不同；主導本性可能是壞心腸，但行爲可能是好的，反之亦然，或是好壞參半，正如人之複雜行爲大都是如此。在多項工作假說法，腦袋先要找出行爲是什麼，不受主導理論或工作假說的影響。腦袋假設類似的一般行爲可能是幾種形態其中一種，就可以更自由審視事態究竟是怎樣。因此在解讀動機和目的時，會假設這只是眾多形態之一，因此首先要確定行爲背後有那些可能的動機和目的。多項假說法傾向於公平地平衡所有證據，接受有最多證據的解讀，而不僅是符合工作假說或主導理論的假設。因此，結果必然是更好，更真確的觀察，也是更公平和正確的解釋。

知識的缺陷

第三項結果也是重要。認識到在類似情況和類似外觀下有不同行爲的可能性，因而對完整性沒有很大信心，所以更容易察覺到我們的知識是不完美的。隨著我們區分不同行爲和動機時認識到有什麼證據，就越發察覺到證據不足之處。必然的結果是不會隨意基於不完美的理由妄下結論，也不會錯誤引用證據；腦袋中多了指標，就不會誤認馮京作馬涼。

總成果是更仔細確定事實，更謹慎得出結論。因此我頗有信心在社會和人際關係中應用多項假說法，會大大減少損及好人好事，害及社會和政治氛圍的誤會，誤判和誤解。對人生錯誤觀察，錯

誤陳述，錯誤解讀，造成的傷害可能比不上其他罪惡，但較爲常見和隱閉，帶來隱痛。解決之道，在於愛心，在於正確的思維習慣，是其是非其非。不偏不倚判斷所有可能狀況。如證據不足以支持結論，就不要妄下判斷。

我深信面前最偉大的精神改革，是在社會和民間生活引入所謂「多項工作假設法」的思維方式，培養成爲習慣。

（小介）Thomas Chamberlin (1843-1928) 是地質學家，撰寫這篇文章時是威斯康辛大學的校長，後來任職芝加哥大學教授和該校 Walker 博物館館長。1893 年他創辦《地質科學 Journal of Geology》期刊，直至去世一直出任編輯。1908 年他曾擔任美國科學促進會會長。這篇文章轉載《科學 Science》15，92（1890）。

Chamberlin 先後發表了兩篇以〈多項工作假設法〉爲題的文章。1890 年，第一篇首先發表在《科學》發表，修改版本在 1897 年於《地質科學》發表。文章多次在學術期刊重刊，份量可見。這篇譯本依據 1897 年的修改版本。

網上有國立台灣大學海洋科學研究所碩士生合譯〈多重工作假說方法〉，原文依據《科學》在 1965 年重刊的文章，似乎是上文提到的 1890 年的原作。

原文：Strong Inference：Certain systematic methods of scientific thinking may produce much more rapid progress than others. By John R. Platt. 1964

原刊於《科學 SCIENCE》第 146 卷，3642 期，1964 年 10 月 16 日

強推論：某些有系統的科學思維方法可能比其他方法有更迅速的進展

近年來，科學家禮貌周周，聲稱所有科學門門平等。除了剛好在反駁對手誤入歧途的論據之外，我們聲言科學家的研究領域和方法都是一樣的好，或許稍勝一籌。這使得我們互相推薦申請政府補助時和睦相處。

任何人只要密切留意，即會同意某些科學領域的發展是比其他的超快；若是以數字估算，超出甚至是以十倍計算的數量級。頭條新聞報導複雜和困難學科的真正進展，如分子生物學和高能物理。Alvin Weinberg 嘗言：「《國家科學院學報》幾乎每月都有報導分子生物學的驚人成就。 」

為何一些領域發展迅速，其他不是？通常的解釋：主題是否易於處理，研究人員的素質或教育，研究合同的規模等等；這些都很重要，但我認為還是不足夠。我開始相信科技進步的主因是智力方面。這些發展迅速的範疇有特定的科研方法，有系統地使用和教授，是一種累計式的歸納推理方法，非常有效，我覺得應正名為「強推論（強推理）strong inference 」。我認為檢查這方法很重要：方法的使用，歷史和理由，並看看其他組群和個人能否學會和應用在本身的科學和智力工作，有所裨益。

強推論分拆為單獨元素，只不過是可追溯到培根 Francis Bacon 的老式歸納推論方法。大學生都熟悉這些步驟，科學家斷斷續續都有實行。區別是在於系統性應用。「強推論」不同之處在於應用時有系統，在處理科學問題時實施以下步驟，實施要正規，明確和定期：

1）設計多個替代假說；

2）制定一個或多個關鍵實驗，尋找替代的可能結果，每項結果盡可能排除一項或多項假說；

3）執行實驗，以獲得明確的結果；

1'）重複程序，讓子假說或隨後的假說改進餘下的可能性等等。

這像爬樹。在第一個分叉，選擇左邊或右邊的樹幹，到另一個分叉，再選擇左邊或右邊的樹幹等等；在這情況下，大自然或實驗結果選擇去向。有條件的電腦程式也有類似的分支點，下一步取決於最後的計算結果。許多一年級化學教科書有詳細的「有條件的歸納樹 conditional inductive tree 」或「邏輯樹 logical tree 」，說明質化分析一些未知樣品的步驟列表，學生學習連續推論以解決真實問題：添加試劑 A，如得出紅色沉澱，這屬於分組 α ，過濾後添加試劑 B；如果沒有紅色沉澱，添加其他試劑等等。

處理任何新問題，當然歸納式推論不是和演繹法這麼簡單和肯定，因為這涉及要接觸未知的範

疇。步驟 1 和 2 要有智力的發明，必須巧妙地選擇，讓假說、實驗、結果和排除以嚴謹的三段論相關連；其他文有廣泛討論如何產生這樣的智力發明。（註 2, 3）這正規架構提醒我們要盡力做出這些發明，採取下一步驟，進入下一分叉，不要拖拖拉拉或是爲不相干的事糾纏不清。

（錄自《百度百科》的例子：凡金屬都能導電（大前提），銅是金屬（小前提），所以銅能導電（結論）。這叫三段論。）

很清楚爲何以上過程會推動快速而有力的進步。要探索未知世界，沒有更快的方法；這是最少的步驟。任何不是被排除的結論都是不安全，必須複查。重複到下一組假說的延誤只是延誤而已。強推論以及生成的邏輯樹之於歸納推理法，一如三段論之於演繹推理法，因爲這是常規方法盡快得出一個接一個的確實歸納結論。

有人會問：「這有什麼新奇？」。這一直是科學的方法，爲何要有特別名字？原因是我們許多人幾乎忘了。科學已是日常業務。設備，計算，講座已成爲目的。有多少人每天寫下替代方案和關鍵實驗，集中於排除一項假說？我們寫科學論文時，看起來好像是一直記住步驟 1，2 和 3。但在過日子時，我們只是無事忙。我們變得「方法主導」，不是「問題主導」。我們聲稱喜歡「摸索」尋找一般的概括。我們沒有教導學生如何提高歸納推理的能力，也沒有意識到在研究的每一步驟經常和明確利用替代假說和決斷排除，會帶來額外力量。

一般科學家的非正規方法與強推論用家的方法，之間的區別猶如偶爾發動和穩定發動的引擎。若是渡輪的引擎是一如我們的刻意智力用功那樣不穩定，大多數人不能回家吃晚飯。

分子生物學

我認爲有系統的推理方法在新的分子生物學這領域已廣泛使用和證明有效。這是複雜的領域，但過去十年一連串的關鍵實驗，讓大家對遺傳控制機制，酶的形成和蛋白質合成有了深爲驚訝又詳細的理解。

每一個實驗都顯示出邏輯結構。1953 年，James Watson 和 Francis Crick 提出了 DNA 分子，即是細胞內的「遺傳物質」，是一個長形的雙股螺旋分子。（註 4）關鍵測試於是有多個替代方案。細胞分裂時，雙股螺旋是扭在一起還是分開？Matthew Neselson 和 Franklin Stahl 用巧妙的同位素密度標記技術證明雙股是分開的。（註 5）DNA 螺旋是否總是雙股，是否一如原子模型指出可以有三股？Alexander Rich 證明：取決於離子濃度，DNA 螺旋可以雙股或三股。（註 6）John Dalton 會喜歡這種實驗；結合的實體不是原子，而是長長的巨分子。

提另一個問題：基因圖顯示重組實驗的不同遺傳特性的統計關係；基因圖是一如 T.H. Morgan 在 1911 年提出的像 DNA 分子那樣的一維地圖(也就是線性映射)，還是有兩維循環或分支？Seymour Benzer 證明他的數百次細菌微基因實驗只符合一維的數學矩陣。（註 7）

不過，當然在各個領域都有這些被選中的關鍵實驗。分子生物學的真正差別在於有系統實踐和教導正規的歸納推理。英國劍橋的分子生物學實驗室，Francis Crick 或 Sidney Brenner 的黑板經常寫滿了邏輯樹形圖。主線是剛剛從實驗室或通訊或謠言出來的熱門新結果。下一行有兩個或三個替代解釋，還有「他做錯了什麼」的小清單。之下是可以減少的可能性實驗或對照實驗等等。人們來來往往，辯論爲何那一實驗有問題，應如何改變等等，邏輯樹形圖慢慢長大。

強推論也見諸論文的語言和文體。例如，Joshua Lederberg 在分析抗體形成理論時，寫下九個「有待否定」的提案，討論那些「最易被實驗測試」。（註 8）

法國科學家 Francois Jacob 和 Jacques Monod 的文章，其高度「邏輯密度」最爲人贊賞；段落之間都有「歸納三段論」相連。這風格十分普遍。1964 年的《分子生物學》期刊第一篇文章寫下：「如…（一）…（二）…或（三）…，我們的結論可能不成立。以下描述的實驗減除一些替代方案。」任何領域的物理學家、化學家、科學家不習慣這些絲絲入扣，緊密推理的文章，隨意閱讀這期刊定必獲益良多。

反對分析方法

生物學這種分析方法曾經幾乎成爲一種運動，因爲有許多在更爲寬鬆和散漫傳統成長的科學家群起抗拒。在 1958 年的生物物理會議上，兩大觀點有戲劇性對峙。Leo Szilard 說：「酶是如何引起，蛋白質如何合成，抗體如何形成這些問題，比一般人以爲的更接近解決方案。如果進行愚蠢的實驗，每年完成一項，要花上五十年。如果暫停實驗，想想蛋白質可能如何合成，只有大約五個不同方式，不是五十！只需要幾個實驗就可以區分。」

一位青年添上一句：「基本上這是老問題：實驗何以如何的小規模和優雅？」

這些意見打翻了五味瓶。顯微鏡學家說：「各位，離題了。這是科學的哲學。”

Szilard 反駁：「我不是與三流科學家吵架，我是與一流科學家吵架。」物理化學家急忙問道：「我們是在午飯前或午飯後拍攝官方照片？」

但這沒有把爭端轉移。傑出的細胞生物學家站起來說：「沒有兩個細胞有相同屬性。生物學是異質系統的科學。」他私下補充：「要知道有科學家只是研究這些過於簡化的模型系統——DNA 鏈和體外系統——根本不是做科學。我們需要他們的輔助研究：建立儀器，小規模研究，但他們不是科學家。」

Cy Levinthal 回答：「嗯，有兩種生物學家：一些人看看是否有可以理解的說法，另一些說得非常複雜，誰也不能理解…。必要研究最簡單的系統，如這系統有你感興趣的屬性。」

眾人離開會議室時，一位男士喃喃自語：「Szilard 希望我怎麼啦？開槍自殺？」

要改變我們的方式的任何批評或挑戰，當然是衝擊著我們所有的自我防衛。但在上述情況，分析方法可以大大提高效益，遺憾的是這沒有經常被視爲學習的挑戰，而是戰鬥的挑戰。分子生物學許多最近的勝利事實上就是研究這些「過於簡單的模型系統」，奠基於 1958 年討論定下的分析路線。勝利不是屬於那些自圓其說的人：「沒有兩個細胞是一樣的」，無論這說法最後是多麼真實。勝利其實是一種新思維方式的勝利。

高能物理

這種分析思維是罕見的，但決不是僅限於初生的生物學。即使只看報刊報導，排除邏輯常見於高能物理。例如，楊振寧和李政道的著名的發現是基於弱相互作用中的宇稱守恆質疑，又提出關鍵實驗。短短幾個月內，有人用簡潔的實驗驗證了他們的猜想，排除了在弱相互作用過程中宇稱守恆。Richard Garwin，Leon Lederman 和 Marcel Weinrich 完成其中一個關鍵實驗。他們在晚飯時想到做實驗：午夜時安排好儀器，凌晨四時觀察到預期的脈衝，顯示宇稱不守恆。（註 10）可以說這現象一直在那裡等待科學家明確形成替代假說。（譯註：吳健雄教授等人有同樣的實驗。）

這個領域的理論家自豪地試圖預測新粒子或新的屬性，若是沒有發現，理論也不能成立。生物學家 W. A. H. Rushton 說：「不受致命威脅的理論，不是活著的理論。」（註 11）Murray Gell-Mann 和 Yuval Ne'eman 最近利用他們稱爲「八正道」的粒子組合找到本來預測缺失的Ω－ 粒子。（註 12）但理論的另一分支預測有粒子只帶有通常電子電荷三分之一；實驗沒有發現，所以必須拒絕這分支。

邏輯樹是高能物理的重要部分，以至有一些階段通常包括在電子重合電路，用以檢測粒子和觸發汽泡室的照片。每種粒子在電子計數器應有不同模式，電路可以設置爲排除或包括任何類型。如區分標準是連續的，甚至可以在一微秒左右檢測完整的邏輯樹。一如人手初步分析不同的替代結果，這種電子初步分析銳化了標準，加快進度，消除了以前要掃描的幾十萬張不相關的圖片；運行到極限時，相隔幾小時的輸出脈衝可能足以指出有反質子的存在，或是推翻一個理論。

以上提到這兩個領域都強調強推論，部份原因是個人領導，諸如分子生物學的傳統遺傳學者，或是 1948-50 年間在芝加哥大學的「中西部濃湯和細菌學會 Midwest Chowder and Bacteria Society」，或是 Max Delbruck 在冷泉港實驗室的噬菌體遺傳學夏季課程。但部分原因也是這些領域本身的性質。生物學有龐大的信息細節和複雜性，是「高信息」領域；如果不事先仔細考慮什麼是最重要和具決定性的實驗，多年光陰很容易浪費在一般類型的「低信息」觀察或實驗。而在高能物理領域，無論是因爲加速器的粒子信息流和百萬美元的運作成本，迫使要採用類似的分析方法。每次實驗之前，最好有頂尖的群組辯論，這習慣蔓延到整個領域。

歸納法及多項假設

從歷史上看，強推論的發展有兩個主要貢獻。首先是培根 Francis Bacon。（註 13）他想要「找出大自然」的「更可靠方法」，優勝於當時砍掉邏輯或全包式理論或值得稱讚但粗糙的「以簡單羅

列」得出歸納的方法。他不只是敦促要實驗，他指出理論和實驗相互關連的成果，互相檢測。他提出多種歸納程序，我認爲最重要的是「有條件的歸納樹」；這是基於 Bacon 稱之爲「可能成因」的不同假說，通過關鍵實驗的「指路標誌」排除了一些方案，保留餘下的以建立〔歸納〕公理。他的指路標誌是在邏輯樹的分叉點，暗喻借用自路旁指示不同方向的標誌桿。他在《新工具 The New Organon》第二卷提出的許多關鍵實驗依然引人入勝。例如，爲了決定物件的重量是因爲「內在本質」或是一些人所謂是由於隨著距離減弱的地球引力，他建議比較鐘擺時鐘和彈簧時鐘在平地和尖塔頂部的速率，他的結論是如鐘擺時鐘在塔頂的速率「較慢，因爲重量減輕了…我們可以同意地球質量的吸力是重量的成因。」

有方法可以區分空洞的理論。培根認爲人人都可以學會歸納法，就像學習「利用量尺或圓規畫出更直的線或更完美的圓形。」「我發現科學之路是拉平各人的機智，個人卓越不重要，因爲執行是依照最可靠的規則和示範。」即使偶爾失誤也不會致命。「遲早真相會從錯誤走出來，不是混亂。」不難理解年輕人爲何躍躍欲試。

但這方法有一些困難。正如培根強調，有必要「排除」。他說：「歸納法要用於科學和藝術的發現和示範，必須適當拒絕和排除才可以分析事物，然後有了足夠數量的負面證據，終而得出肯定的實例。」要先完全排除負面證據，最後才有肯定的實例。

或許一如當代哲學家 Karl Popper 言及科學沒有證據這樣的東西，因爲一些後來的不同解釋可能是一樣的好或更好；科學進步只有依靠反證。若是「假說」不能證僞，這些假說沒有意義，因爲沒有說明什麼。「實證科學必須可以被經驗推翻。」（註 14）

困難在於反證是困難的。你有假說，我有假說，顯然必須淘汰其中一個。科學家似乎沒有選擇，要麼是沒有主見，要麼是引起爭論。也許這就是有這麼多人傾向於抵制強分析方法，以及一些偉大的科學家是如此引起爭論。

在我看來，幸好這困難可以利用第二項重大的知識發明來解決。T. C. Chamberlin 是芝加哥大學的地質學家，在 1890 年提出「多項假說法」，可以補充培根系統之不足。Chamberlin 爲人樂道的還有關於太陽系起源的 Chamberlin-Moulton 假說。（譯註：參閱〈多項工作假說法〉。）

Chamberlin 說，麻煩是當我們只有單一假說，往往溺愛。「一旦有人對事物現象提出看來是滿意的解釋，一旦他的智力子女出生，以及隨著解釋成長爲定論，對智力子女的感情越來越深…不自覺的選擇和放大符合和支持理論的事物，以及不自覺的忽視不符合的事物。

「爲了避免這種嚴重的危險，建議使用多項假說法。它不同於簡單工作假說，在於它分開了研究，也分開了情感。」

每一假說有本身的標準，本身的證明方式，本身開發真理的方法；若是有一組假說涵蓋主題各方

面，這些工作和方法的總結果是全面和豐富。Chamberlin 認為這方法「導致某些不同的思維習慣」，對教育有首要價值。

「有足夠時間去忠實遵循此法，會開發它本身的思維模式，可稱之為複雜思維的習慣⋯。」.。

這篇迷人的文章值得在較流行的期刊重刊，是研究生的指定讀物，每位教授也如是。

在我看來，Chamberlin 對許多科學領域的問題，解釋和解決一矢中的。銳化歸納推理法不同方案的衝突和排斥是必要的，但往往成為人與人之間的衝突，各有其主導理論。如各人有多項工作假說，衝突成為純粹的觀念衝突；彼此更加容易專注於強推論的反證，不會不情願或互相抗衡。事實上，如多項假說不屬於任何人的「個人財產」，又有關鍵實驗的測試，實驗室的日常生活變得前所未見的有趣和興奮，學生迫不及待想看看偵探故事的發展。在我看來，這是 Chamberlin 所謂「獨特思維習慣」和「複雜思想」發展的原因。這是分子生物學和高能物理近年銳化，興奮，熱情，團隊協作（甚至是國際團隊）的原因。還有什麼能如此有效？

多項假說法與強推論結合，科學的搜索成為情緒和智力的發電廠。

我認為遺憾的是當今的其他科學領域比較之下疲憊無力，因為它們忘記了不同假說和反證的必要性。各人的邏輯樹只有一枝樹幹，沒有分支，任由扭曲而不會有關鍵的決定點。從外部症狀已可以看到有科學上的問題。凍結法。永恆測量法。永不完成法。單一假說的偉人。親屬小俱樂部。仇殺。絕不能證偽的涵蓋理論。

有些憤世嫉俗者訴說一個可能是杜撰的故事：理論化學家在堂上解釋：「我們看到第一個化合物的 C - Cl 鍵長於第二個化合物，因為離子性的百份比較少。」

後面的學生發問：「教授，根據列表，第一個化合物的 C - Cl 鍵是較短的。」教授回答：「哦，是嗎？這很容易理解，因為這化合物的雙鍵特徵是較高的。」

在某程度上，這樣的故事是正確的：這樣的「理論」根本不是理論，因為這沒有排除任何事情。它預測一切，因此也沒有預測什麼。這變成研究生重複和深信的簡單語言公式，因為教授往往是這樣說。這不是科學，而是信仰；這不是理論，而是神學。無論揮舞的是擺手、數字或方程式，如不能反證就不是理論。反證即是可以被可能的實驗結果證偽。

在化學，共振理論家當然認為我在批評他們，分子軌道理論家也認為我在批評他們。但我們的行動，其中包括我自己，不言自明。三十年來我們互不同意，是很難反駁的公共廣告。

然而，我的目的不是要罵人，而是說我們都是罪人。在每個領域和每個實驗室，我們要努力制定可能反證的多項替代假說。

有系統的應用

我認爲有幾位科學家的工作方法已經證明了強推論的威力。在許多情況下，成功是歸功於有系統使用培根的「最可靠規則和示範」，還是罕見、遙不可及的智力？Faraday 的著名日記（註 16）或 Fermi 的筆記（註 3，17）展示了這些飽學之士相信在日常步驟中就一個接一個問題應用正規歸納法的效率。

在發現 X 射線八星期內，Roentgen 確定了 X 射線的十七項主要性能。學生都應該閱讀他的第一篇論文。（註 18）每項示範都是歸納推理的小寶石。沒有最有效的方法，不可能這麼快找到證據。

從一開始，有機化學一直是強推論的精神家園。苯的化學鍵是相交或是相像？如屬前者，應該有五個代衍生物；如屬後者，應該有三個。證實是三個。（註 19）這是強推論測試，不是以克或毫克測量產品，而是邏輯選擇。否則推論得出的四面體碳原子或六角對稱苯又如何可以通過 X 射線和紅外測量證實？

我們認識到 Pasteur 帶著這種氛圍來到生物學領域。沒有人會懷疑他帶來了完全不同的推論方法。每隔兩三年，他研究一個又一個生物學問題；光學活性，甜菜糖發酵，葡萄酒和啤酒「疾病」，蠶的疾病，以至「自發一代」的問題，羊的炭疽病，狂犬病。每一個這些領域歐洲都有專家學識百倍於 Pasteur，但每一次他只幾個月就解決他們束手無策的問題。顯然，他一次又一次的成功不是因爲百科全書式的知識，也不是運氣，只能歸功於一種特殊探索方法的有系統威力。細菌是否掉下來？把瓶頸變成 S 形。局部真空是否吸入細菌？放入棉塞。一周復一周，他的關鍵實驗建立了排除的邏輯樹。當今分子生物學的強推論戲劇只是重複 Pasteur 的故事。

牛頓和 Maxwell 的偉大綜合科學，是罕見的個人成就，是在任何規則或方法之外。不過有趣的是幾位偉大綜合家的研究也呈現強推論思維的習慣，例如牛頓他的《光學 Opticks》見證他的歸納功夫，Maxwell 的實驗證明色覺只需有三種顏色。

衡量有效性的標準

我覺得有系統使用強推論的明顯成效，突然給出思考科學方法的一般有效性的標準。調查，分類，設備的設計，有系統的測量和表格，理論計算等等，只要是精密歸納大自然如何運作的部份，都有其適當和受尊重的地位。遺憾的是這些手段往往成爲目的；從真正的科學進步觀點來看，這只是混混噩噩過日子，一個過度肥大的方法自以爲是受尊重的知識。

我們讚揚「終身學習」，但在許多情況下，各個領域需要的不是一輩子，而是短短幾個月或星期學習分析歸納推論。在任何新的領域，我們應該學習 Roentgen，看看有多快可以從一般調查過渡至分析推論。我們應該學習 Pasteur，看看是否能得出百科全書主義不能給出的強推論。我們談到進行測量和小規模研究，「爲科學殿堂添磚加瓦」。磚廠四周大多是這樣的磚瓦。（註 20）常數列表有其地位和價値，但一個又一個的研究頻譜，如果沒有經常重新評估，可能代替了思維，

浪費了實驗室的智慧，這些錯誤培訓的破壞性影響可能終生持續。

套用一句老話：慎防獨步單方走天涯，不論是實驗性或理論性的獨步單方；這會成爲方法主導，不是解題主導。方法主導，人受束縛；解題主導，至少是自由邁向最重要的目標。強推論重新指向解題主導，但要求一再放下舊方法，學習新方法。

另一方面，我認爲任何人質疑科學的效益，必然總結物理學和化學的數學化大部份即使沒有誤導，也是無關緊要。

數學公式的重大價值，在於如實驗吻合計算至小數點後五位，可以排除許多很好的替代假說（雖然玻爾 Bohr 理論和薛定諤 Schrödinger 理論一樣預測了同一 Rydberg 常數）。但若是只吻合小數點後兩位或一位，這並不優勝於憑經驗的外推法（外插法），或是一些其他定性排除法可能更嚴格檢驗假說，對科學的知識比定量法更重要。

我知道這好像是在說皇帝沒有穿衣服。今天，我們鼓吹如科學不是定量就不是科學。我們以相關關係取代因果研究，以物理方程取代有生氣的推理。測量和方程應該是銳化思維，但依我觀察所得，往往令思維偏離因果關係和變得模糊，往往成爲科學操縱的對象，而不是輔助檢查或重要推論。

即使是物理學和化學，也許科學的大問題是定性，不是定量。方程和測量與求證有關才是有用：先要有證明或反證，其實是在沒有定量測量時，求證才是最令人信服。

換言之，可以用邏輯框架或數學框架捕捉現象。邏輯框架粗糙但結實。數學框架精密但脆弱。數學框架是總結問題的漂亮手法，但不會牢牢抓住現象，除非已被邏輯框架捕獲。

我說的是許多我們稱之爲科學的領域，我們喜歡本身的習慣方式以及可以持續到永遠的研究。我們測量，定義，計算，分析，但我們不排除。這不是最有效使用頭腦的方法，解決科學問題時也不是最快的進度。

當然，科學家很容易指責對手不科學。我的意思：我的特別結論不是必然正確，但一直以來我們需要一些絕對標準，以衡量我們在多方面的成效；一個大多數人同意的標準，不爲科學壓力或當時時尚所扭曲，不爲既得利益者和他們發展的虛功所扭曲。我對公開評價不感興趣，而是關注一種私下的標準，可以比較本人的科學績效與可能的成績。我相信強推論提供了這個標準，指出最大可能的科學有效性，也是臻此化境的配方。

強推論的輔助

如何學習和傳授強推論？並不困難。最重要的是要記住，這不是幸運而得的訣竅，而是可以學懂和教導的系統。分子生物學家是活生生的例子。其二是養成明確和正規的習慣：每天撥出一小時

或一個半小時分析思考，寫出邏輯樹，方案和關鍵實驗的永久筆記。上文討論了 Fermi 筆記法的價值，以及如何影響他的同事和學生，還有那句證詞：「人人受惠。」（註 3）

教導強推論法要有禮節，特別對方是同輩或同輩的學生。強推論觀點無情地批評科學的工作方法和價值觀，在比較案例時可能聽起來既是自鳴得意又具破壞性。最好是以身作則：只是籠統地細說自我剖析和自我改進。本文就是如此。

有一個重要且有益的個人測試，是強推論的試金石，可以免去第三者的批評，因爲這是人人可以學懂的測試，隨時可用。這是培根的「排除法」，我稱之爲「那問題」，顯然應適用於本人以及他人的思維。此法要求一聽到有人提出任何科學解釋或理論時，第一發問是「先生，有什麼實驗可以反駁你的假設？」；或是聽到科學實驗說明時，反問：「先生，你的實驗要反駁那些假說？」

這直指問題核心，迫使大家重新關注可測試科學是否邁前一步的核心問題，。

如果大聲發問這樣的問題，許多據言是偉大的科學家會吐口水和憤怒，並希趕走這位敵對證人！這樣的人是名大於實，顯然不習慣自己思考替代假說和關鍵實驗，令人質疑他所在的科學領域究竟是什麼狀況。誰會知道？這個「問題」可能會教育他，也教育他的領域！

另一方面，我認爲分子生物學和核物理學對「那問題」的反應，大多是勾劃出不只一個，而是多個測試以反駁假說。有人提出假說，可能已經有兩三位研究生正努力工作！

我幾乎認爲政府機構也可以利用這試金石。不是所有科學都是平等的，我們不能理直氣壯地認爲只有互相推薦這方式才可以比較科學家的效益。政府撥款資助的對象，不是要「調查」或「更詳細研究」的科學家，而是手拿筆記，提出替代假說和關鍵實驗，知道如何回答反證「那問題」，並已經著手的科學家。

在多個領域，擺在面前有一些確實困難的問題，一些高信息問題：光合作用，細胞組織，分子結構和神經系統的組織等等，更不用提一些社會和國際問題。在我看來，在這些複雜領域取得最快速進展，最有效利用大腦的方法，是每一步要明確定出問題是什麼，有什麼替代方案，然後設置關鍵實驗以反駁其中一些。要解決這些複雜問題，如果可以解決的話，就要交由高效人士來處理：提出和排除可能性，在每時間單位獲得較多信息，願意多一點點思考。

如整個群體開始這樣專注，我相信可能看到分子生物學現象重複一遍又一遍，幾乎所有領域的科學知識以數量級速度增加。

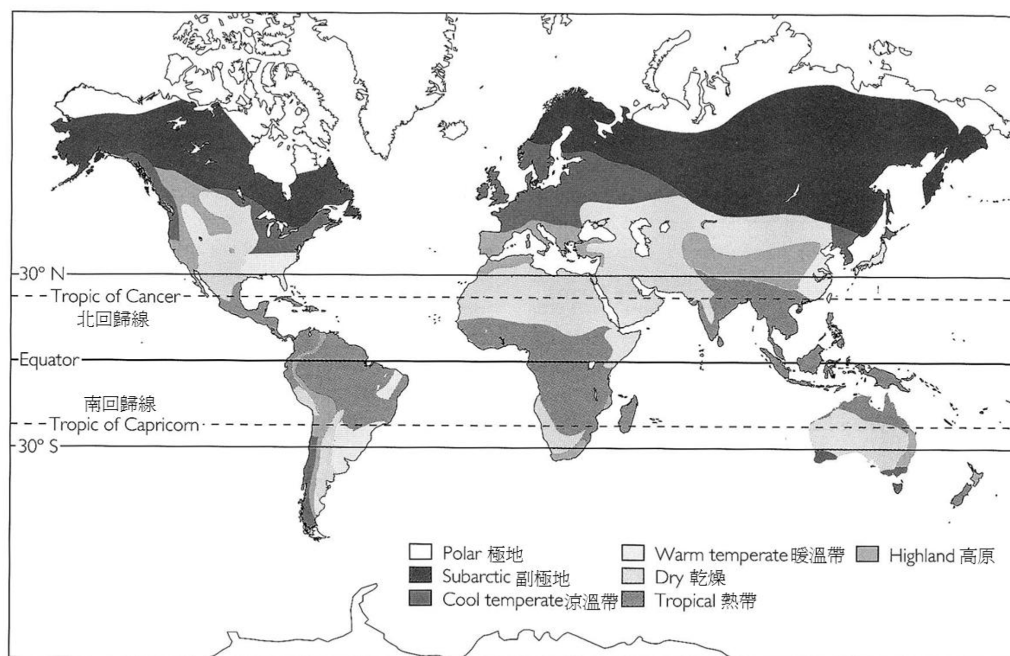
第二十四講：地球的氣候與生命分佈[196]

這一講開始有關生態這部份的課程。「生態」可視爲演化的表演劇場；這是 Evelyn Hutchinson 的比喻。

今天先討論氣候與地球，生命在地球上的分佈，然後進入生物學。看看生理生態學與物理環境的相互作用，然後是種群[197]增長，競爭，捕食，寄生，然後回到群聚；最後是一些規模較大的生態問題，是關乎島嶼和子種群，然後是系統生態學，能源和物質流。

最後一講是關於生物多樣性對生態的作用，也是關於生物多樣性的價值，生態學最後一講也包括生物多樣性的經濟方面，生物多樣性的演化方面，以及生物多樣性是否實際上有助生態系統發揮更好作用。

氣候機器



看看地球的氣候，地球如何可以被看作是一組氣候機器，以及如何在地球上產生各生物群系。在這個尺度，我談到的事物可能大家相當熟悉。全球氣候在兩極是寒冷，在熱帶是溫暖，稍後詳談。

---

[196]譯註：這一章有頗大程度的改寫。經查證後修改一些資料。

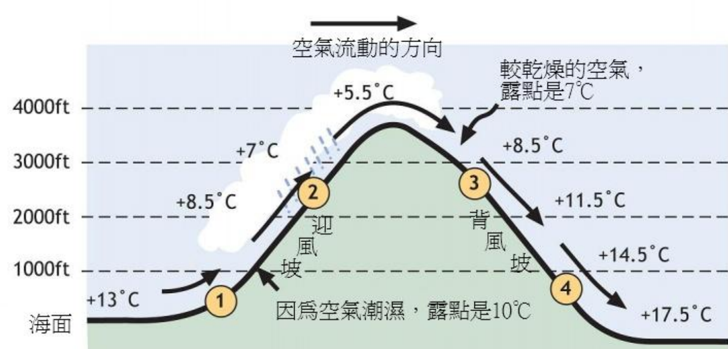
[197]又是一詞多譯的問題。Population 是一個物種在同一時空範圍內形成的團體，簡體多譯爲「種群」，繁體多譯爲「族群」。生物分類法，「族 tribe」是亞科和屬或亞目和科之間的範疇，通常包括幾個屬，屬之下細分爲物種。因此「族群」的範疇大於「種群」，超出了 population 的原意。本譯文取「種群 population」。Community 是一群有交互作用物種的集合。簡體多譯爲「群落」，繁體多譯爲「群聚」，少數譯爲「群集」。本譯文取「群落」和「群聚」。另一個名詞 biomes 有譯爲「群落」或「群系」。「群落 biomes」與 community 混淆不清，本譯文取「群系 biomes」

氣候現象的產生是由於地球表面接受太陽輻射不平均所致：赤道一帶接受的太陽輻射較多，接近兩極的地方較少；這使到赤道一帶較熱，極地一帶較冷。冷熱之間的能量不平衡，導致大自然通過海洋流動、水份蒸發和凝結，甚至雷暴、熱帶氣旋等的天氣現象平衡全球從太陽得來的能量。這個過程產生了千變萬化的天氣現象。

北方大陸西部往往是溫暖濕潤，東部是涼爽和乾燥。可以清楚見到墨西哥灣流對歐洲產生影響，暖流把一大片溫暖海水推向北和右邊。東面是歐亞陸塊，最遠離海洋的影響，有北半球最冷的溫度，大概是零下 127 度華氏，那是刺骨的冷。類似地方的氣候相似之處頗爲有趣有。在赤道以南和以北相同距離的北美和南美西部是溫帶雨林，在北美從北加州延伸至阿拉斯加，在南美沿著智利海岸一直延伸。

這些類似的氣候已經建立類似的生物群系和類似的選擇壓力，並導致這些地方的群聚趨同，即是親緣關係較遠的異種生物由於生長在相同的環境中，其結構有相同特徵和功能。在智利，新西蘭，或加拿大的卑詩省，儘管植物可能沒有親緣關係，但看起來都一樣，感覺一樣，森林也有類似的結構。

爲何這些地方的氣候相似？在當地層面，智利或加拿大的卑詩省生成雨林，部份原因是山脈與大氣層相互作用。在這兩種情況，來自海洋的雲層被山脈阻擋，向上爬升。



山脈與大氣層相互作用 [198]

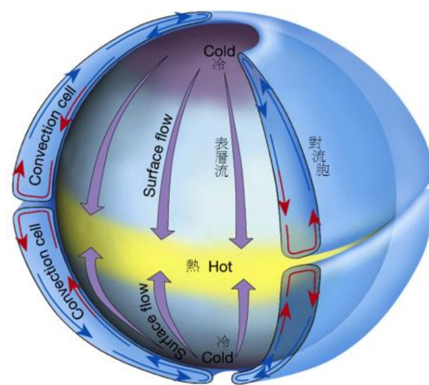
雲層被迫向上，有簡單的物理化學作用。上升的空氣變冷凝結，形成厚厚雲層，然後下雨；風越過山脈之後，基本上已經沒有水份。

[198] http://www.skybrary.aero/index.php/File:Fohn.jpg

這是這樣創造出雨林。冷空氣不能容納暖空氣那麼多的水份。海拔上升一公里，降溫約 6℃。從海洋來的空氣溫度有 13℃，到了山脈頂部約有 5.5℃。在山脈另一邊。空氣變得乾燥，比迎風坡那邊高出 4℃，因爲降雨釋放了熱能。

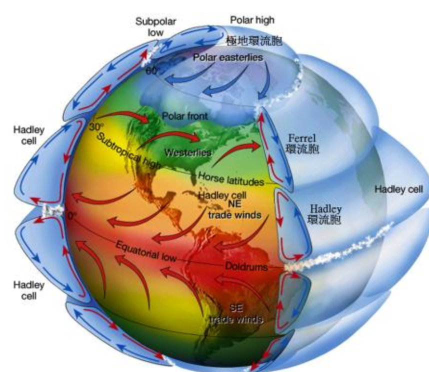
這情況實際上也適用於整個地球。無論是否有山脈，乾燥空氣下降的地方是沙漠，暖空氣上升的地方是雨林。

暖空氣落下，瑞士人稱爲焚風 Föhn，落杉機稱爲 Santa Ana 風，抱怨這讓他們頭疼。夏威夷的毛伊島 Lahaina 鎮，從山谷吹下來的風速可達每小時 140 英里，是類似的熱風。這些當地的熱風可以非常重要，Malibu 的野火吹而又生等現象就是這原因。



如地球是靜止的圓球

看看整個地球。如果地球只是在太空中的靜止圓球，不受干擾，但赤道受熱，南北半球各自有對流胞。Hadley 在十八世紀時發表這說法，故稱爲 Hadley 環流。冷空氣在兩極下降，吸引水分，向赤道回走。所以赤道附近有雨林，兩極有沙漠，兩者之間有一系列變化。如果地球不轉動，情況就是這樣。

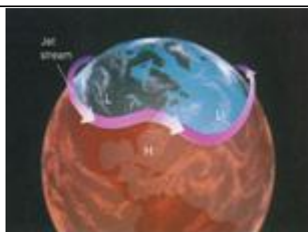


熱能在理想的地球的流向

但地球是旋轉的，因此理想的地球，南北各有三個環流胞。第一個是 Hadley 環流胞；暖空氣在赤道上升，空氣溫度下降因而成雨，然後向北（或南）移動，約在緯度 30 度下降。

Hadley 環流胞在這裡遇上 Ferrel 環流胞。這是第二個環流胞：暖空氣在緯度 60 度上升，向赤道方向移動，在緯度 30 度兩個環流胞相互作用。智利和加拿大卑詩省的雨林就是在緯度 60 度這些地區。世界各地的沙漠是在南北緯度 30 度附近。

南北兩極有第三個環流胞：極地環流胞，冷暖空氣在此相遇生成極鋒。中緯度地區高空有噴射氣流繞著地球走，驅動大部分的天氣。



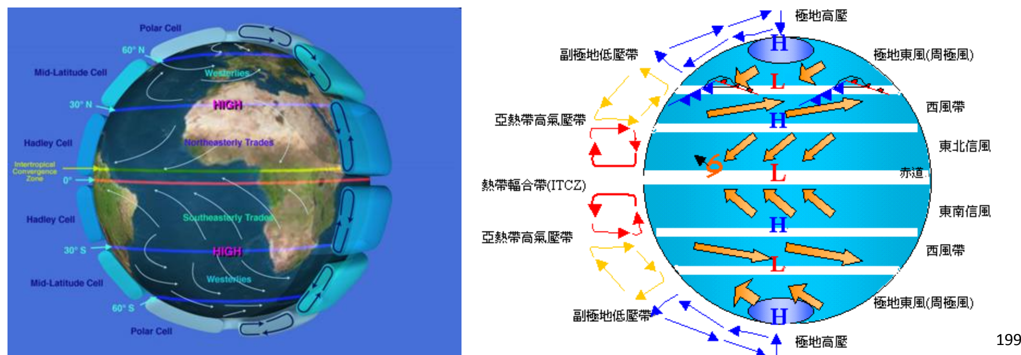
噴射氣流位於對流層和平流層間，地球上主要有兩股噴射氣流：極地噴射氣流和副熱帶噴射氣流。極地噴射氣流在海平面上 7 到 12 公里的高空，副熱帶噴射氣流約在海平面上 10 到 16 公里處。由於少了地表摩擦力影響，噴射氣流的風速很快，往往都在時速九十公里以上。

噴射氣流是由於南方暖空氣與北方冷空氣不同的溫度梯度差所造成。溫度差距愈大，氣壓差距也愈大，噴射氣流的風速也會更強。而北半球的噴射氣流在夏季時會偏北，冬天時會偏南。噴射氣流不是直線向西行，而是會向南北彎曲，向北彎再後再下來的稱爲「脊」，向南彎再上來的稱爲「槽」。「脊」的地方易形成一股「阻塞高壓」，也就是一股停滯不動的高壓，而「槽」的部分則容易形成低壓區。低壓區大氣對流旺盛，容易降雨，而高壓帶的氣流沉降，大氣穩定晴空無雲。

轉錄自 http://mag.udn.com/mag/campus/storypage.jsp?f_MAIN_ID=13&f_SUB_ID=1219&f_ART_ID=270848

在理想的地球，空氣流動的風向穩定。但事實上地球表面的大陸、山脈和海洋擾動了空氣的流向。

下圖是風向的實際模型，不僅生成天氣，也影響歷史。在過去八千至一萬年，人類利用船運貿易，依靠的是北緯 35-40 度的西風，北緯 20 度的信風。南半球情況一樣。



[199]

印度洋的信風稱爲貿易風，因爲這推動了印度和羅馬帝國之間的貿易。地球直徑約一萬二千六百公里，環流胞只有五至十公里，是非常薄的覆蓋膜，在那兒旋轉。



如地球沒有大洲，最終會是像木星一樣。木星的旋轉環流圈比地球多，比地球大，漂亮整潔。地球有大陸和海洋，從太空拍攝的圖片可見有很多擾動生成的旋渦。

南緯 40-60 度，海洋一望無濟；除了南美洲一小尖端，風吹行無阻。這裡的海浪可高達 30 公尺。每三年一次的環球帆船大賽以此爲起點。

[199] 香港天氣資訊中心 http://www.weather.com.hk/learn/wind2.asp

氣候模型

地球沒有這樣理想的氣候模型。混亂，但還是有一種模式，以下強調一些模式。

熱能在移動，從赤道走向兩極，是通過風和水平衡來自太陽熱能的簡單物理化學。這股空氣或水份向兩極移動，徑向速度越來較高。這是因爲地球在赤道和兩極的旋轉直徑有差異。

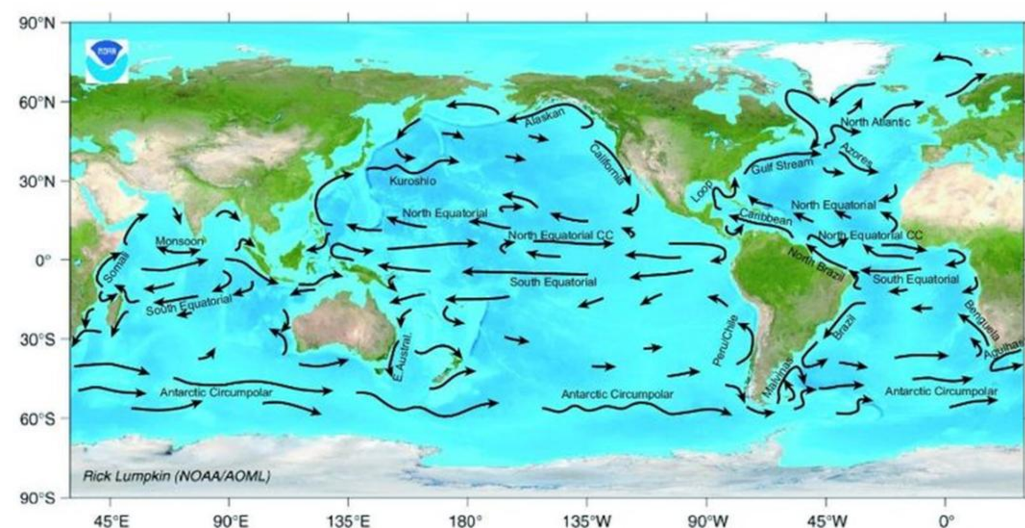
在赤道，地球的直徑大約是八千英里，半徑是四千英里。一股空氣或水去到兩極，直徑爲 0。可以利用三角函數計算旋轉物體的直徑，從赤道向北走，地面有更多**角動量** angular momentum，向東偏移。

從北極向南下，角動量減少，地面向外運動。向著赤道走的一股空氣或水，其徑向速度減弱，並向西邊加速。在北半球，向北上則加速向東，向南下則加速向西，這是**視似力** apparent force，被稱爲**科氏力** Coriolis force，塑造主要洋流的方向，而且也塑造貿易風這些事物，也塑造颶風旋轉的形狀。

科氏力如何發揮作用？基本上這是立體幾何題：地球沿著地軸自轉，表面的事物向南向北移動。地球的周長在赤道約 24000 英里，每天自轉一次，向北走空氣或水份在赤道偏東轉動的時速約 1000 英里，把熱能帶到極區。在周長爲 12000 英里的地球表面，陸地移動的時速是 500 英里。一股空氣向北走，到了極區時，空氣之下的陸地以時速 500 英里向東移動，慢於空氣。因此，空氣速度超越之下的陸地，向東偏移。

在南半球有類似的運動，只是方向相反。這基本上就是科氏力。〔參考閱讀〕

風生海流被大陸阻擋

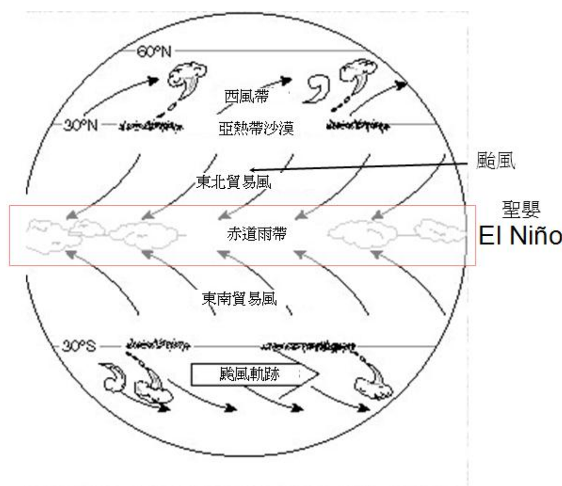


這些運動的結果是科氏力向北走時把黑潮彎曲向東走，然後在美國西岸南下成爲加利福尼亞海流，彎曲向西走；在南北半球的海洋都有旋轉模式：南半球是逆時針方向，北半球是順時針方向。

上文提到大氣有三個環流胞，因此海洋是有三維環流胞結構。南極地表水在南極大陸北部下沉，沿著主要海洋的底部爬行，然後升上水面。北冰洋的海水在格陵蘭下沉，潛流到墨西哥灣流。全球變暖的現實大問題，是這下沉水流能否繼續保持穩定。

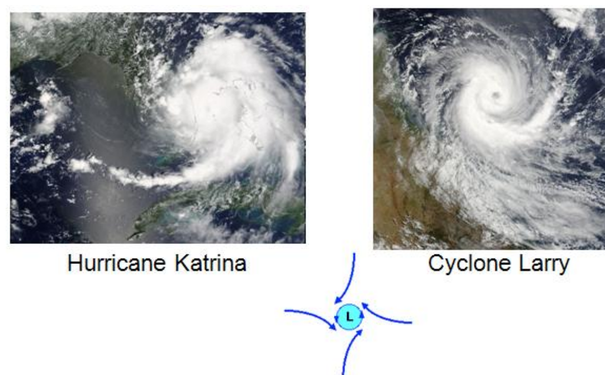
如環流不保持穩定，向南移動，墨西哥灣流會受阻，英國，法國和西班牙的氣候最終很快變得像加拿大北部。如有突變，可能在幾年內發生。這些運動對社會和生活在這些地方的億萬居民有很大影響。

南北半球氣流不同轉動方向



這一般性模式有兩點值得討論。這只是重複地球上的整體格局。貿易風地區出現了颶風，南北半球都有。太平洋的赤道區域出現厄爾尼諾（聖嬰）現象。稍稍討論颶風和厄爾尼諾現象，因爲這是地球的兩個大規模天氣模式。

問題：北半球氣旋逆時針轉動，在南半球順時針轉動，有點令人費解。剛才談到空氣或水份向北走，會形成順時針環流，在南半球則形成反時針環流。

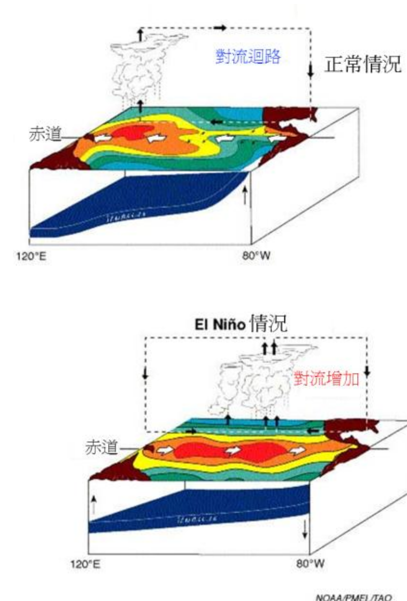


左圖是卡特里娜颶風吹襲佛羅里達州；右圖同樣具破壞性的氣旋拉里吹襲澳洲北部。可以清楚見到卡特里娜颶風是逆時針方向，氣旋拉里順時針旋轉。這看起來令人費解。答案如下。

在北半球，一股空氣向南移動，遇上類似卡特里娜颶風的東西，空氣下降至相當低，把颶風轉動。如轉動的力量是順時針方向，被轉動的物件必然是逆時針旋轉。同樣的事情在南半球把氣旋順時針旋轉。這個數字和地面的問題很有趣，視乎你試圖弄清楚旋轉的方向時身處的角度。外部的科

氏力生成這些對立運動，是結構的意外運動，對受影響的人們其的後果非常重要。這基本上解釋了爲什麼我們看到這些大風暴自旋是反直覺。

聖嬰現象



現在討論聖嬰（El Niño 厄爾尼諾）現象，我認爲實際上是非常有趣，整潔的現象，有巨大影響，驅動了氣候模式，不只是在赤道，其實影響地球大部分。

在正常情況下，源自加州和墨西哥的北太平洋黑潮沿著赤道往西走。南太平洋的洪保德海流從北而下，沿著智利和秘魯的海岸，然後彎向西方，驅動了北半球的順時針環流和南半球的逆時針環流。

因爲右邊有大陸，環流把水體推離海岸，造成底部的水體湧上來，暖和的表層水體向西走，在關島到菲律賓一帶結集了頗大的暖水水體。這股暖水實際上是高於東太平洋的水面約一米以上，被海流和風力推在一起，延綿 7-8000 英里。

在聖嬰條件下，海流分解，西太平洋那股暖水從高點流向東太平洋，於是東太平洋覆蓋著一層暖流，這帶來種種後果。

後果之一是暖水比冷水易蒸發，東太平洋降雨增加，大量水份被吹到墨西哥和美國亞利桑那州。在厄爾尼諾現象期間，美國西部有更大降雨量，一直到密西西比河谷。

另一重要事件是寒冷海水從海洋底部上湧，帶來各種肥料。

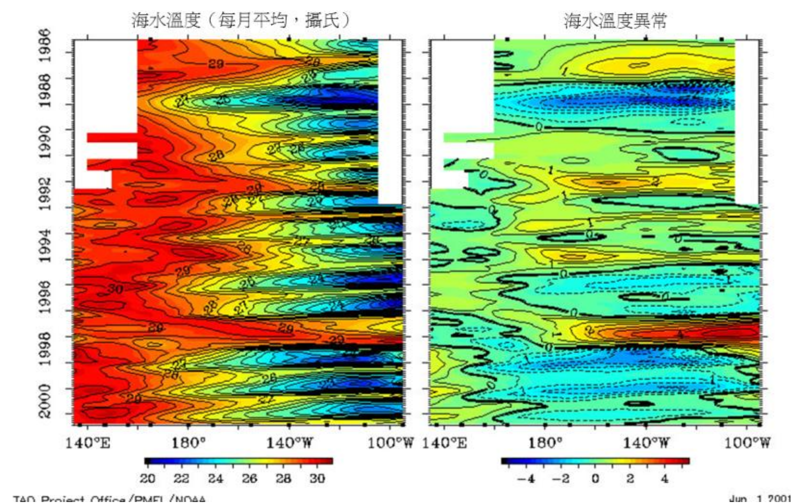
長久以來，大洋底部積聚了藻類和浮游動物和其他一切的屍體，積聚了很多氮和磷酸鹽。在正常情況下，海水上湧帶來這些東西。在厄爾尼諾情況下，這過程受阻，施肥過程停止。藻類產量下降，浮游動物數量減少，魚類食物減少，漁獲崩潰。

每十或十一年這情況發生一次，東太平洋的漁獲崩潰，數以千計的漁民失業，海鳥也餓死。太平洋每十或十一年就敲響一次警鐘。太平洋佔了地球幾近一半，所以大約每十年有一次迴響。

我的博士論文是關於夏威夷蚊魚的演化，搜集了夏威夷甘蔗園水庫的六十年記錄，做了時間序列分析，得出兩個非常重要的信號。每逢週末有一個短頻率信號；人們在週末休息，水庫的水位沒有波動。

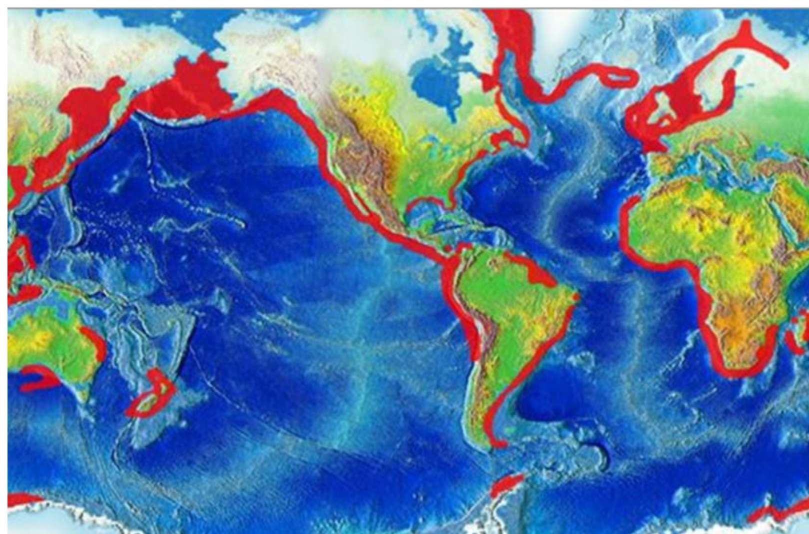
另一個是每十一年一次的聖嬰現象信號，是數據中最大，最強的信號。夏威夷遠離美洲大陸，但聖嬰現象依然每十年一次嚴重影響當地的雨量紀錄。

北緯2度至南緯2度的海水溫度（每月平均，攝氏）



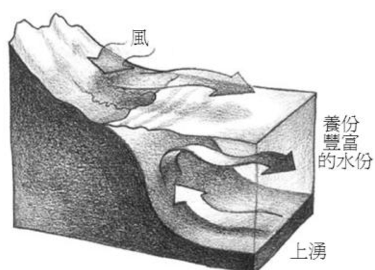
這是美國國家海洋及大氣管理局的太平洋溫度圖片，從東太平洋到西太平洋。年份從 1986 年到 2001 年。留意 1997 年有一大股 29℃的暖水追向東太平洋，一個重要的聖嬰事件。2008 年有另一次聖嬰事件。

左圖是實際溫度，右圖是偏離正常。還有反聖嬰（拉尼娜 La Niña）現象，赤道太平洋東部和中部海面溫度持續異常偏冷（與聖嬰現象正好相反）1988 年有拉尼娜現象。



在聖嬰現象，上湧被中斷；在拉尼娜現象，上湧正常。地球的沿海地區經常有上湧，很正常，是上圖的紅色部份：深海冷水深被各種力量帶到海面，爲表層施肥，推動世界海洋的生產力。

早在科學家提出氣候理論之前，漁民已經知道這回事。海洋有最大生產力的區域有北海，南非西岸的本吉拉海流 Benguela Current，秘魯海岸的鯷魚漁業；北美洲西海岸的金槍魚和沙丁魚等等。世界各地有許多漁獲區。新西蘭是釣魚的好天地。



工作原理是離岸風結合科氏力。先看看離岸風。離岸風把表層水體帶離岸邊，吸力要平衡水的壓力，因此在岸邊把深水拉上來。

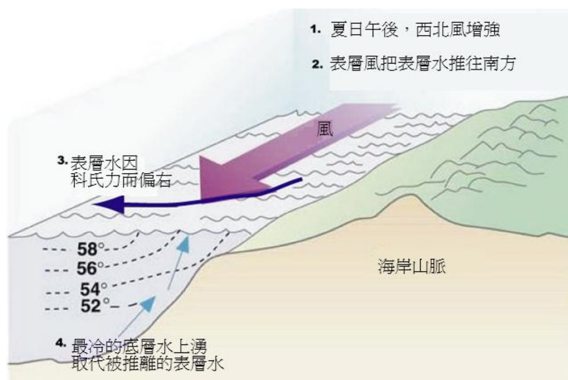
美國西岸岸邊的水體比空氣冷，冷水份遇上暖空氣，因而生成霧。納米比亞的西海岸也是這樣。





沐霧甲蟲（Onymacris unguicularis）[200]　模擬沐霧甲蟲形態的晨露收集器[201]

大霧初起，納米比亞沙漠的沐霧甲蟲會把身體前傾入風中，好讓水氣順著黏合的翅鞘滾入口中。因爲納米比亞沙漠不下雨。



北半球的風向和海流向南方走，這是科氏力的運動，因爲風向和海流的角動量少於地球表層，風向和海流向西偏離。這意味著科氏力把水吸往離岸方向。

風向和海流向南方走，表面水層移動的淨矢量因科氏力向右離岸偏轉，冷水從海底上湧，爲水層施肥。

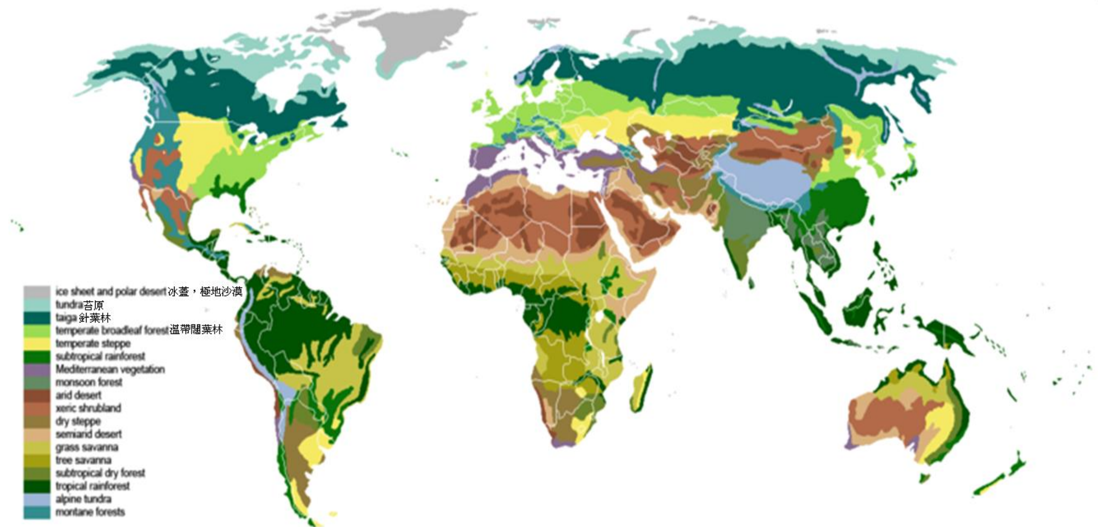
地球影響生物

剛才略略談到氣候如何影響海洋。現在看看這如何影響地球表面的生物群系。生態學家把地球分爲以下的地區，類似生態群緊的結構，也類似生態過程的一般性控制。

---

200 http://www.nigeldennis.com/stock/pages/3.htm

201 http://www.cool3c.com/node/24579

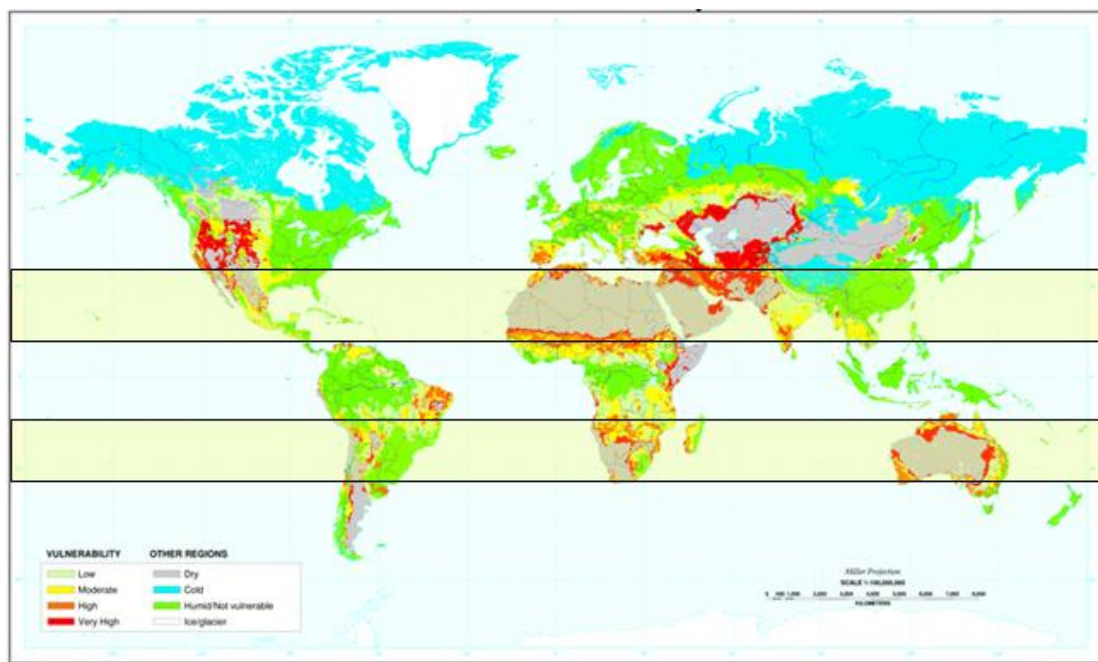


當然有冰蓋，苔原。苔原植物通常不會超 10 或 20 厘米高：矮樺木，大量苔蘚之類的東西。苔原經常覆蓋著凍土。

北半球大部分高緯度地區有針葉林，南半球沒有。南極洲太冷，非洲和澳洲遠遠不夠南。南美洲情況類似，主要問題是高度。

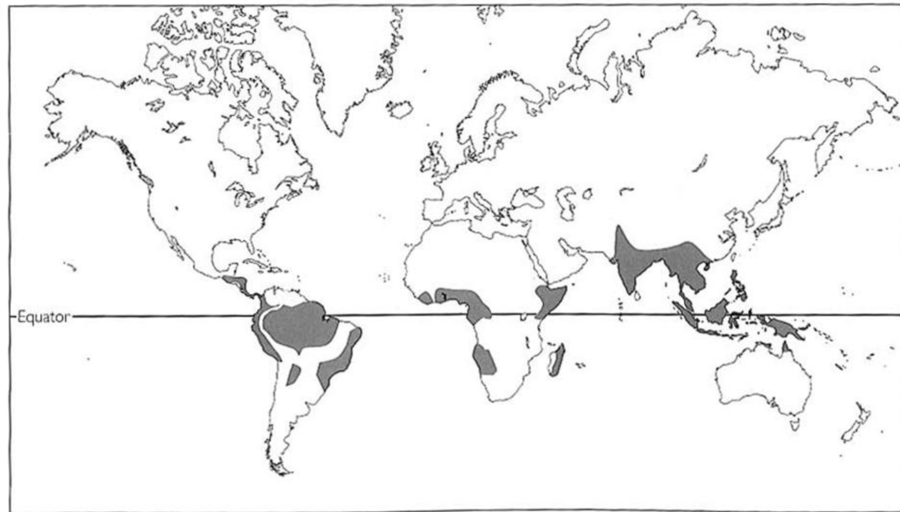
北美東部、西歐、中國東三省有類似的溫帶闊葉林。亞馬遜河、剛果、東南亞和澳大利亞北部有類似的雨林。

換言之，這些大型生物群系的形成主要受氣候塑造。我只快快的討論兩個。首先沙漠生物群系。



沙漠往往是在北緯 30 度和南緯 30 度。阿拉伯沙漠和美國亞利桑那州沙漠是在北緯 30 度。撒哈拉、墨西哥、智利和秘魯的沙漠，阿塔卡馬沙漠，都是在南緯 30 度。卡拉哈里和納米布的沙漠，以及澳洲中部大沙漠在南緯 30 度。

赤道暖空氣上升，沙漠冷空氣下降，冷而乾燥的下降空氣有非常少量的水份。沙漠白天炎熱，夜晚寒冷。澳洲中部沙漠，溫度從炎熱黃昏的華氏 80 或 90 度，兩三小時急降到冰點。原住民學會了一大堆人睡在一起。



熱帶森林都大約在赤道，那裡暖空氣上升，含水量高。有一些有趣的事情。把南大西洋的一股空氣吹到亞馬遜，亞馬遜河會發散空氣中的水分，亞馬遜的樹木會發散空氣中的水分，在這股潮濕空氣到達安第斯山脈之前，已經下雨三次。

水份回到大氣層，形成雲，下雨降到地面，再上升到大氣，再形成雲。在到達安第斯山脈之前，完成這過程平均三次。

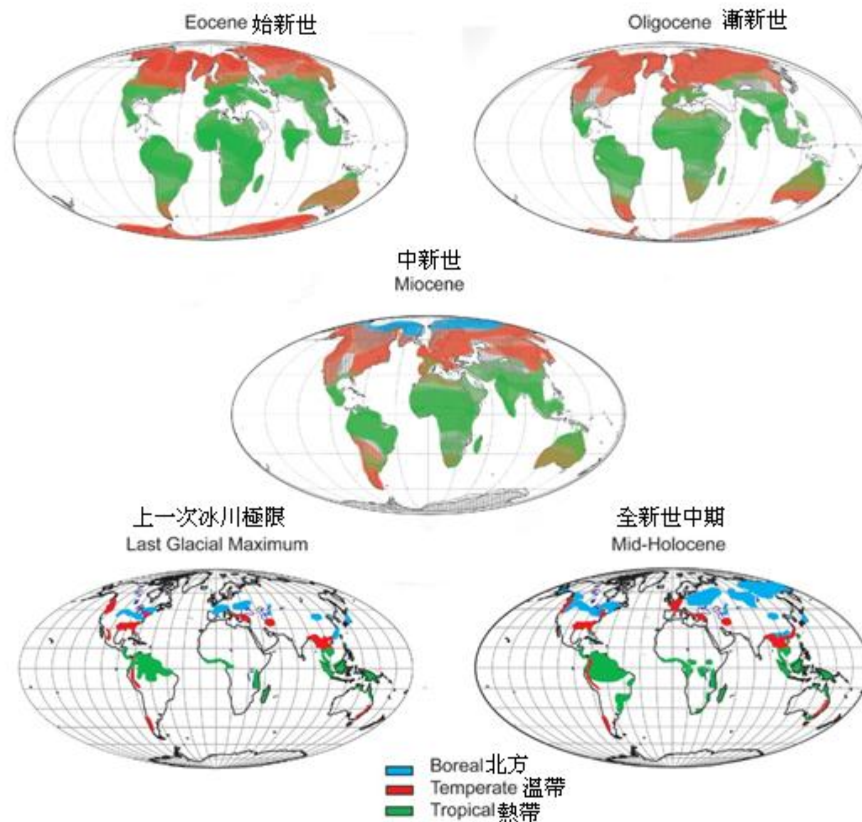


粗略地說，赤道附近的雨林有世上最大的生物多樣性。各位都有資格申請去哥斯達黎加 Corcovado 熱帶雨林的培訓課程所以，所以略略談到這地方。

培訓課程由 Rick Prum 主持，曾經在那裡十天記錄了四百五十種雀鳥。在這種棲息地，極可能見到物種高度多樣性，看到在溫帶地區不會遇見的種種事物。

對於生物學家來說，這幾乎是夜訪珊瑚礁，有點像聖誕節，轉一個角落，聖誕樹下又有另一個驚喜，會見到前所未見的美好和新奇事物。這是長期而來，相當穩定的溫暖，潮濕環境的後果；這是生態劇院，讓這種演化上演。

古氣候



回顧過去，有一些事情值得談談。大概在過去五億年，從始新世到全新世，全球的氣候模式有幾件事情發生。回到很溫暖的始新世，溫帶森林一直伸延到北冰洋，有證明大樹木曾在格陵蘭北部生長；在那緯度每年有近半年沒有陽光，但是溫暖。

樹木的能力確實驚人，可以在完全黑暗的環境靜靜的活著六個月，然後重新恢復活力。格陵蘭北部的樹木直徑有一兩公尺，形成相當高大的森林。這是回顧生態歷史的一些得益。

對現代人來說，重要的是始新世，漸新世和中新世都是非常溫暖，事實上是比現在的地球暖和得多。看看熱帶森林的分佈（圖片的綠色部份），熱帶森林覆蓋地球有幾千萬，再看看現在的分佈。

我們現在是處於更新世的間冰期。平均來說，地球實在是比以往寒冷。地球上的生物群系分佈可以看到各種趨勢。若是回放過去六千五百萬年從太空衛星拍攝的錄像，看看是怎麼一回事會是相當有趣。當然要有點耐心。

有關氣候，要記住生物和地球的氣候機器。知道季節的溫度模式，日照和水的供應，可以預測很多有關生物量，生物群系等等的事物。

也要記住山脈如何創造降雨，雨影區和下坡風。也要記住從赤道到兩極風和洋流的模式。科氏力和厄爾尼諾如何運動，在西太平洋堆出一公尺高的暖水，然後讓它回落，海洋環流如何驅動上湧，爲何寒冷，營養豐富的水體會湧上大陸或島嶼邊緣，以及氣候如何構築地球的生物群系。

第二十五講：與自然環境的互動

上一講討論地球作爲物理和化學機器，以及氣候如何影響大陸和海洋的溫度，水份和養份之間的關係，創建了生物面對的林林種種生態問題。生態學是要看看個別生物如何處理環境造成的問題，例如：溫度，pH 值和水的供應等等，這就是生理生態學。

生物應付環境的概念

從 1860 至 1960 年左右，人們提出種種概念，解釋生物如何應付這些環境問題，整合爲全面理解生物可以在什麼地方生存，以及爲何如此。對生物可以在什麼地方生存和繁殖，以及生態定位概念的理解，成爲生態學非常有用的工具。



所以，第一位要討論的是 Claude Bernard，偉大的法國生理學家。他提出生物基本上是試圖保持內部不變，儘管外部世界有變化；這是「演化停滯 homeostasis」的概念：*la constance du milieu intérieur*。

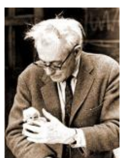


然後是 L.J. Henderson，他說：「環境中的重要事物，例如水份，空氣和構造生物的份子，其特質在某些情況下是非常適合生命。」他稱之爲「環境適合度」。他的想法把「生物適合環境」的概念倒轉成爲「環境適合生物」。他說：「我們熟悉的環境似乎特別適合作爲生物的居所。」這不是很奇怪，畢竟生命就是在地球演化。

值得考慮的是水有一些不平凡屬性：熱容量很高，傳熱很快，比其他任何溶劑可以容納更多的不同原子和分子。在全球尺度，水是非常有效的傳熱機制，許多不同化學反應的有效媒介；生命只選擇了其中一些。

這樣的思維帶入生物學的其他部份。例如，爲何磷是 ATP[202]形式的生物能量傳遞介質？磷原子的外殼結構實際上有方法儲存能量，然後與氧結合；這有助理解爲何生命選擇磷作爲能源的貨幣單位。

L.J. Henderson 的想法有挑釁和有趣，他的《環境的適合度 *The Fitness of the Environment*》寫得很好，引人入勝。Claude Bernard 的《實驗醫學的研究 *A Study of Experimental Medicine*》也有英語版本。這些智者寫下了經典著作，學者可以知悉意念的發展歷史。



這一切結穴於 Evelyn Hutchinson 於 1959 年在長島的冷泉港研討會總結發言。當時耶魯大學生物系的研究生積極研究生態學，他們與 Hutchinson 一起提出多維超體積生態位的意念。這是非常強大的工具，濃縮了生物個體和群體如何應對物理和化學環境的種種意念作爲可進一步分析的對象。

---

202 ATP=adenosine-triphosphate=腺嘌呤核苷三磷酸=三磷酸腺苷=腺苷三磷酸

這一講的大綱是關於溫度和熱調節。基本的想法是，變溫（外溫）動物 ectotherms 和恆溫（內溫）動物 endotherms 有不同的溫度問題，應對方式也不同。看看溫血動物的棕脂肪（冬眠動物體內的生熱脂肪，以此防寒保溫），代謝率和休眠；爲何中等大小的動物會冬眠。大或小體型的動物不冬眠。

稍後看看溫度和蒸發失水，然後討論植物如何應對乾旱和水份和氧氣不足，最後談到生態位。

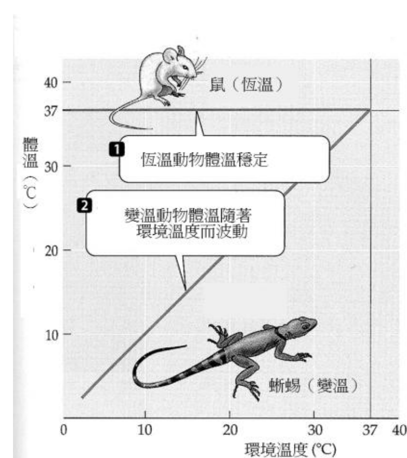
這快速總結了生理生態學的一些重大主題。這領域很大，有大量整齊的實驗，課程只能蜻蜓點水略提一二。首先生物有很多適應外部環境的方法，例如羚羊的鼻子和腦袋，有些植物有處理氧氣問題的特殊器官。

思考的方法之一：演化已經設計了生物可以擴展生存和繁殖的環境範圍，因此對什麼是關鍵環境的定義是隨著演化不斷改變。這是移動中的目標。

生態位不是在生命開始演化之前，早就存在於地球。生態學現在利用生態位概念作爲人工構建的工具，嘗試合理解釋自然界的複雜性。我們對此的定義實際上是演化的成品，是移動中的目標。

不要以爲環境是早已存在的棋盤，每一格生態位可以放上生物，然後填滿。生物在演化時，本身是在確定這些東西是什麼。

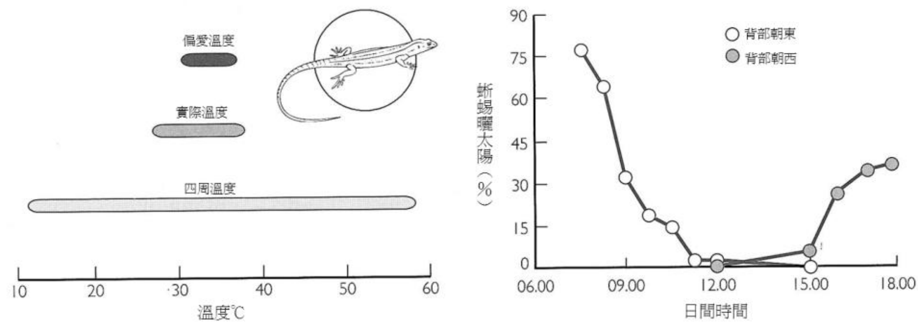
變溫和恆溫



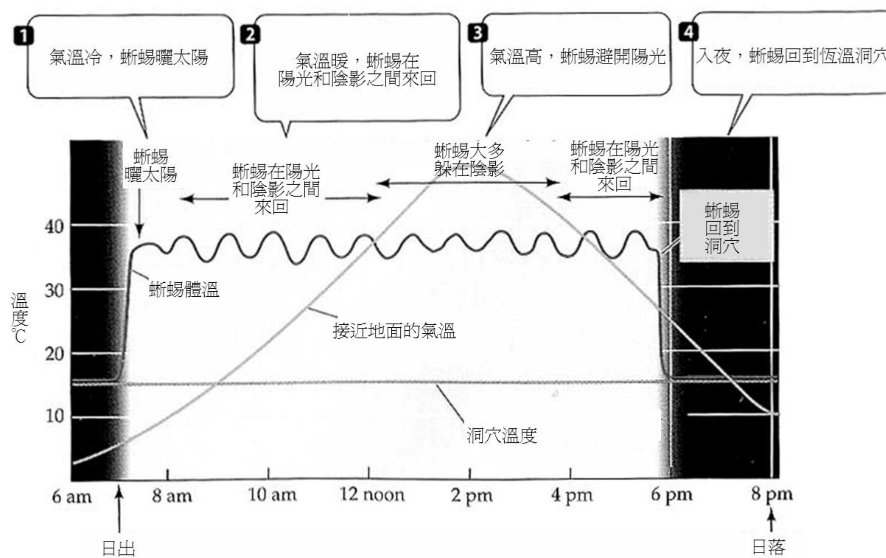
左圖是有關變溫動物和恆溫動物。橫軸是環境溫度，外界的攝氏溫度。直軸是體溫。小鼠保持體溫在不錯的 37℃，蜥蜴的體溫隨著外部環境而波動。

蜥蜴在一定程度上，實際上以行爲控制體溫，而小鼠這些動物每天都有體溫循環。非常粗略的對比：恆溫動物保持恆定的體內溫度，變溫動物的體溫波動。

蜥蜴有偏愛的體溫，稍爲低於小鼠，大概是 35℃左右，相等於華氏 88 至 95 度之間。蜥蜴身處的環境溫度有相當大範圍。如是在實驗室創造可控制溫度的環境，蜥蜴會來回徘徊，直到它滿意才安定下來。自然界的實際溫度比外部環境的溫度範圍更窄。



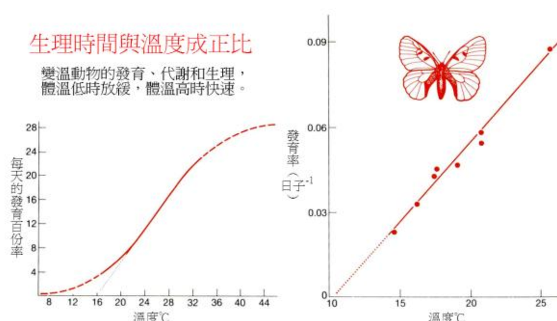
蜥蜴要曬太陽，爲了維持體溫高於環境溫度；早上背向東，下午背向西。中午太陽在正中時，蜥蜴不會移動。



蜥蜴保持溫暖，因爲要跑得快，在夜間體溫降低。爬蟲學家捕捉蜥蜴，知道呆坐石上的蜥蜴會跑得飛快，這是蜥蜴擺脫天敵的本能。

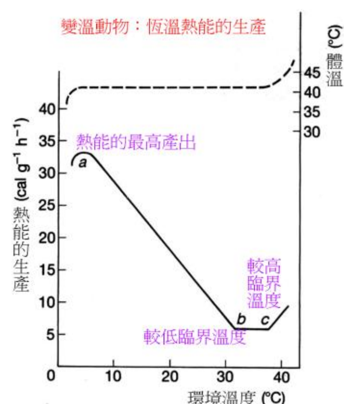
因此蜥蜴早上曬太陽，提高體溫；然後日間在太陽和陰影之間來回移動，維持體溫在攝氏三十多度，晚上回到洞穴。變溫動物調節體溫，不是調節內部生理，而是在太陽和陰影之間來回移動。

這對於變溫動物極爲重要，尤其是小體積的動物；體積越小，表面面積和體積的比例越大，熱能吸收和消失更爲迅速。這個概念是生理時間。生理時間與溫度成正比。這是例子。



這是一天二十四小時發育標準階級的百份比，取決於溫度。如把每天的速率與溫度劃成圖表，得出的直線意味著時間與溫度成正比。溫度越高，發育越快。

這意味著有趣的生態，一方面，許多食肉動物是恆溫動物，不會有變溫的反應，可以到處迅速亂跑。鼬，鼠，鳥以及很多吃昆蟲的動物對外部溫度相當不敏感，可以在任何溫度活動。變溫的昆蟲體積小，無奈只得在低溫時放緩發育，高溫時迅速成長。這對昆蟲的種群動態和天敵／獵物的關係有連鎖效應。



變溫動物如何應對環境溫度？圖片是變溫動物模型的體溫。有一個溫度上限。如環境溫度長期高於上限，變溫動物不能再調節溫度，體溫會上升。

在炎熱的一天，坐在撒哈拉沙漠，人體會調節體溫，直至外部溫度穩定在華氏 110 度以上，調溫功能（例如流汗）開始失效，體溫上升；時間久了，人會死亡。

如環境溫度低於下限，體內開始生產熱能：在細胞層面直接燃燒脂肪，哆嗦冷顫等等反應。體溫得以保持穩定，直至所有生理機制生產最大熱能。如外部溫度進一步下降低於這一點，體能跟不上，人就會凍死。

可以看到有一個範圍的環境價值是可以應付的，超出這範圍就不能應付。這是演化而來。

不同恆溫動物的絕緣血管流量有什麼不同變化，如何選擇小氣候，發抖和蜷縮。談到絕緣。把冷藏的海豹切爲兩邊，看到外層橫截面的三分之一是脂肪。非常好的絕緣體。座頭鯨和藍鯨都是一樣。保溫是非常重要。熊要保溫，人類也要保溫，有皮下脂肪作爲絕緣體。

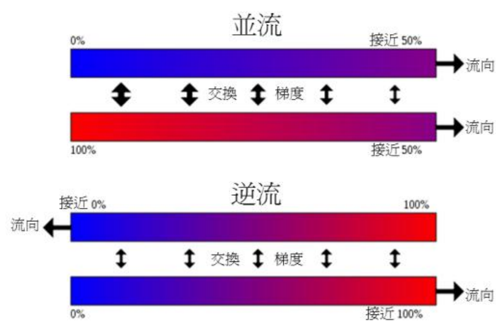


我們都知道發抖和蜷縮是什麼一回事。國王企鵝[203]也蜷縮。這企鵝的生活方式很奇怪，只選擇在南極大陸一處空曠地方產卵，夏季暴露在陽光之下。企鵝的孵化期是六個月，之後還要餵養。國王企鵝照顧子女時要溫暖，父母來回浮冰邊緣以獵捕魷魚；冬天時浮冰凍結一起，數以百計的巨型企鵝蜷縮圍成大圈，擠在一起。南極颶風以華氏零下 40，50 度吹襲，企鵝形成個不斷移動的圍圈，外面的想盡辦法向裡面擠，稍稍溫暖的內圍企鵝被推到外面。這是企鵝的蜷縮。

如何調節體溫

看看演化如何導致一些生物適應和調節內部環境。逆流熱交換器這典型例子說明如何內部環境保持不變，儘管外部環境差異很大。

203 http://www.penguin-pictures.net/emperor_penguins.jpg



基本運作原理是這樣的。圖片上半部是兩管並流同一方向，兩管之間的熱能交換是從多至少（以雙箭頭的大小表達）。交換效率最高只接近 50%。圖片下半部是兩管以相反方向逆流，兩管之間的熱能交換維持穩定（以雙箭頭同樣大小表達）。到最後，交換效率接近 100%。

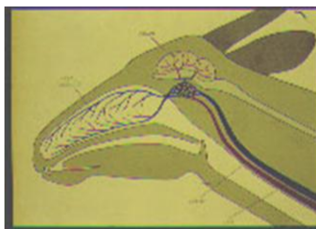
暖融融的動脈與靜脈並行同一方向，血管之間有熱能交換，最終溫度相同。如生理和形態的安排是動脈與靜脈的流向是相反方向，動脈血液從靜脈吸收熱能，維持本身的溫度。

同向或逆向安排，取決於是否想在體外或體內保溫。大多數情況下，生物選擇體內保溫。人泡在水中，大腿的逆流換熱器確保體內體溫不會下降太多。鴨，鵝，駝鹿等等更厲害。它們站在冰水，體溫保持在穩定的 98 度。

脊椎動物的腎臟利用這原理，其離子濃度發揮逆流熱交換器的作用；魚鰓也是利用氧氣濃度來處理這問題。逆流熱交換器是極好的工程概念，生物在演化過程中不謀而合，各自得出同樣的處理方法。



沙漠羚羊要解決調節體溫和水供應的雙重問題。頭部的血液供應與外部空氣有很多接觸，不會因爲出汗而流失過多水份。



沙漠羚羊的體溫上限是攝氏 44 度。在上限之下，羚羊不調節體溫。這大體積動物在夜間降溫，因此日間需要很長時間才會上升至 44 度。若是體溫高於上限，羚羊的大腦會死去。羚羊必須把大腦溫度維持在 39 度，而體溫連同大部分血液供應卻是在 44 度。因此必須把進入大腦的血液降溫約 5 度。辦法是讓血液冷卻。血液流入羚羊大鼻子的細脈網。這是一個混合血管和動脈的複雜系統，支動脈和支血管形成精妙的平行網絡，微溫的靜脈血進入這細脈網，熱能經由脈管壁滲入鄰近較冷的動脈血，升溫的動脈血回流肌肉，完成熱能交換。羚羊因此可以一方面把腦部溫度穩定在 39 度，而體溫卻保持在 44 度，每天可省下排汗 0.5 公升。



黃鰭金槍魚也有逆流換熱器，防止低溫冷海水從靜脈血液抽走熱能。海水有很高的熱容量，能夠從魚鰓的血液供應抽走大量熱能。黃鰭金槍魚必須保持肌肉的溫度在攝氏 37 度，才可以只需七天從

三藩市游泳來到東京，每小時泳速可達 45 公里，爆炸性時速可達 100 公里，體重可達 125 公斤。

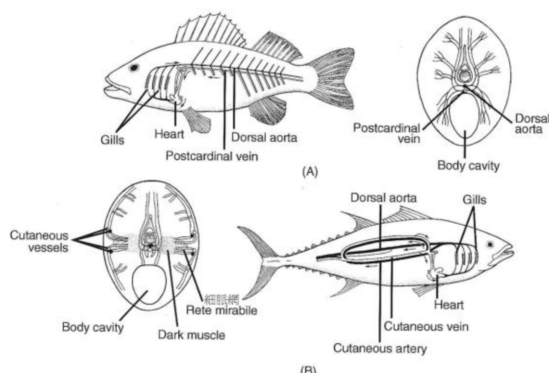
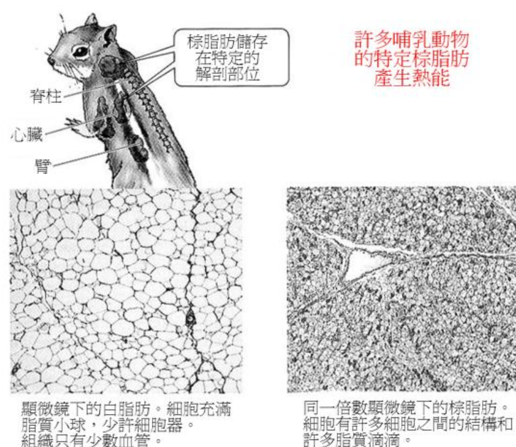


圖 A 是大口黑鱸。可視之爲金槍魚的祖傳條件。圖 B 是金槍魚改變了祖傳條件，皮下血管形成細脈網。動脈通過細脈網時，通過熱交流作用收回肌肉的熱能，效率可高達 97%。因此，身體外部的血液溫度是環境溫度，體內溫度維持在高於環境溫度攝氏 10 至 20 度，肌肉得以保持高效能。

哺乳動物，特別是小體積哺乳動物，利用棕色脂肪來保持體內溫度。這是細胞適應，不是器官的形態適應。細脈網或逆流換熱器才是器官的形態適應。



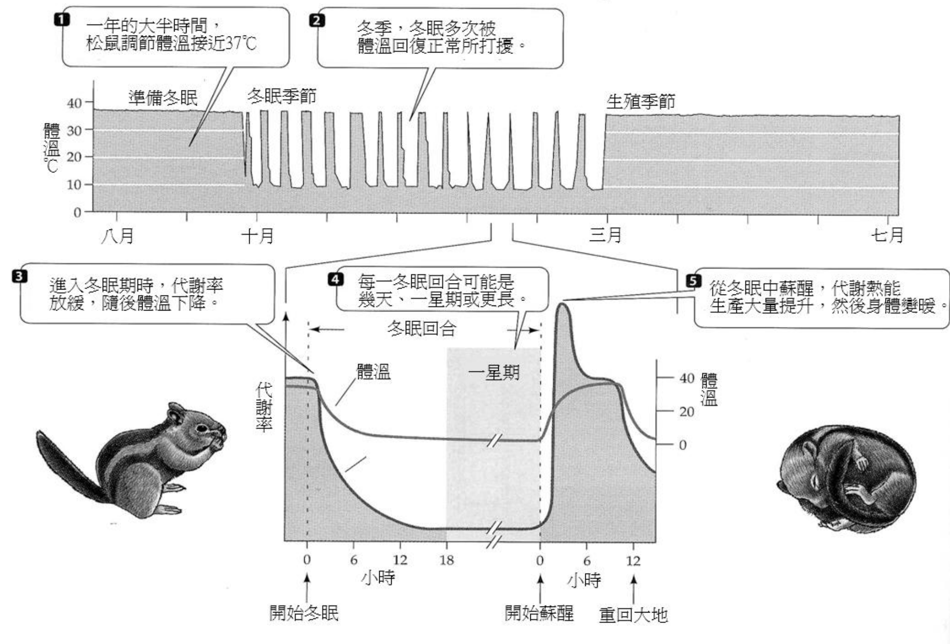
顯微鏡下的白脂肪。細胞充滿脂質小球，少許細胞器。組織只有少數血管。

同一倍數顯微鏡下的棕脂肪。細胞有許多細胞之間的結構和許多脂質滴滴。

松鼠身體有特定地方儲存棕脂肪。左、右圖是白脂肪和棕脂肪的同一倍數顯微鏡圖片。大肚子積聚的是白脂肪。白脂肪細胞充滿脂質球體和少許細胞器，組織有少許血管。棕脂肪細胞有許多瀰漫性細胞結構和多個脂質液滴。

棕色松鼠的腎臟和頸背儲存棕脂肪，棕色是因爲脂肪含有大量的深色線粒體。如溫度下降的信號進入大腦，進入下丘腦，松鼠產生一種激素把激素信號帶到棕脂肪，棕脂肪的線粒體接收信號後就開始產生能量，產生熱能。這機制可以上下調節熱能，也是休眠狀態的機制。哺乳動物中休眠是爲了避免在冬季死亡。

我家院子有三，四隻松鼠，九月底就不見了，四月才出現。好幾個月它們捲縮在地下冬眠。大於一百克少於十公斤的中型體積哺乳類動物只能這樣做。



動物準備冬眠時，體溫調節接近 37 度；在地面下縮捲時會下降到約 10 度。如溫度下降到 10 度左右，其他一些小體積哺乳動物可能稍低，動物腦部的溫度傳感器可以判斷是否越來越冷，越來越危險，開始利用棕脂肪調節體溫，不會凍死。

動物有時在冬天會稍稍醒來，但不會跑出來，只是醒來，翻身。如在地下有儲存種子，會吃點存糧，但不會跑出來。

冬眠

冬眠是什麼一回事？動物降低新陳代謝率，降低體溫，大約一個星期體溫可以降至攝氏 3 至 4 度。然後蘇醒，吃東西，然後重做一遍。

這實際上是由生理、行爲和形態監管。有些動物的臉頰可以收藏種子，有些存放在洞穴；若是需要充電，生理驅使松鼠進食，就是這樣渡過了整個冬天。可以想像這大大擴展了松鼠可以居住的地理範圍。

想一想表面面積與體積的比率。表面面積與身體大小的平方成正比，生物體積與身體大小的三次方成正比。體積大，表面面積的比例小；體積小，表面面積的比例大。爲何細小的動物不冬眠，大體積動物也不冬眠。熊不冬眠，只是睡眠。睡眠中的棕熊很快可以醒過來，松鼠不會。

冬眠和睡眠有什麼差異？差異在於體溫下降了多少。棕熊睡眠時，體溫從攝氏 98.6 下降到 96 或 95 度，甚至 90 度，一旦蘇醒體溫即會提高。松鼠的體溫可以下降到 40 度。

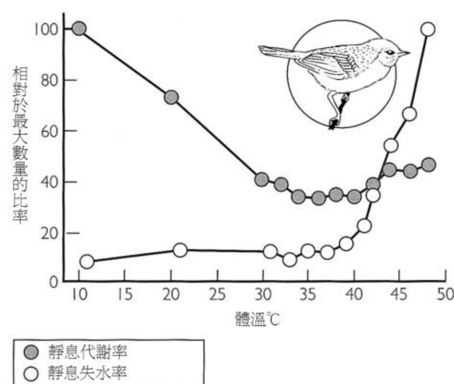
非常小的動物爲何不能冬眠？是不是表面面積和體積的問題？相對於其體積，小動物有頗大的表面面積。

演化發展這些溫度調節機制，頗爲出色，但到了某一點，某一程度就無能爲力。體重 20 克的鼩鼱有太多的表面面積，不可能調節體溫。

大體積動物無法很快降低體溫擺脫的熱量不夠快，少許脂肪已經產生熱能，體溫散熱不夠快。

有些外溫事物是由細菌和真菌調節溫度，例如堆肥堆。即使是攝氏零下 20 度，翻開覆雪，堆肥會放出蒸汽。堆肥有相當大的體積，表面面積不是很大，所以在冬天可以保持高溫。

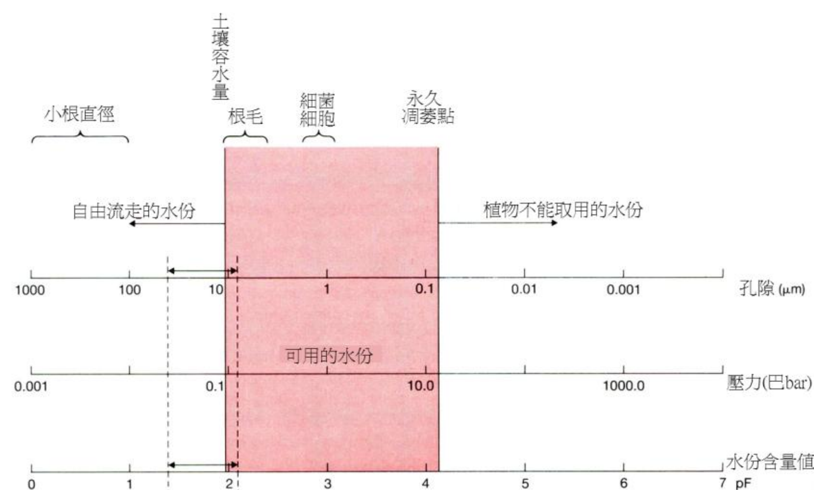
水份蒸發而流失是生理的權衡選擇。爲了保持體內溫度而通過蒸發冷卻，要有充足的水份供應。跑步或工作時覺得口渴，是要適當的平衡體內液體。



參見左圖，黑點是靜息代謝率，白點是靜息失水率。隨著代謝率開始上升，失水率逐漸失去冷卻作用，體溫上升至攝氏 42，43 度。小鳥陷入嚴重危險，因爲水份蒸發不足於降溫。這是生理性生態另一例子。

土壤中的水份

現在看看植物和土壤中的水份。植物需要陽光，水份，二氧化碳和其他來製造食物養活自己。水來自土壤，根部吸引水份。

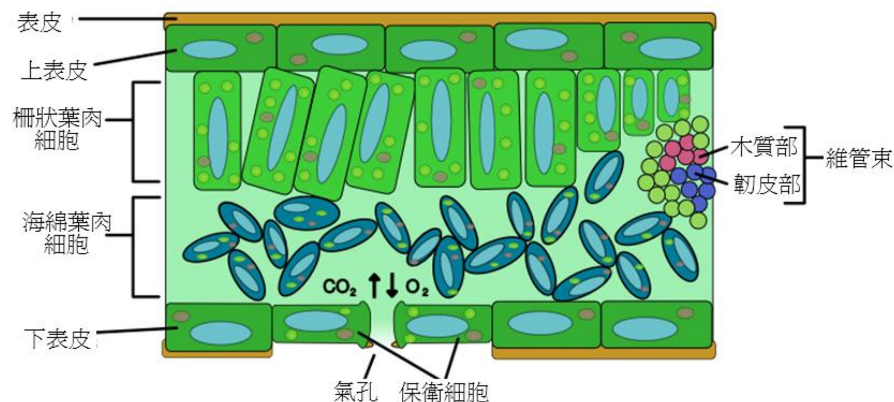


土壤有大小口徑的孔隙，口徑單位是「微米 µm」；1 微米是 1 米的一百萬分之一。從土壤取得水份，要有壓力，壓力以「巴 bar」爲單位，一個巴等於每平方英寸有 14.504 磅力。底部的 pF 線是土壤的水份含量值。

紅色區域是植物可用的水份，可見所需壓力是和孔隙口徑有關。黏土的土粒小，孔隙小，所需壓力大。沙質土壤土粒大，孔隙大，所需壓力小。

植物經由根部吸取水份。我們輕易用吸管吮吸拿鐵咖啡或奶昔，但用兩米長的吸管吮吸游泳池的水，做不到。

紅木或冷杉的根深入土壤，把水輸送到 100 米高，這是極不容易，必須持續維持極大的負壓力，才可以把水份輸送到離地 100 多米的葉子，與二氧化碳結合，利用太陽能進行光合作用。



氣孔是樹葉的進出口，一些保衛細胞調節氣孔的直徑。二氧化碳進來，氧氣出去。負責輸送的維管束有木質部與韌皮部。

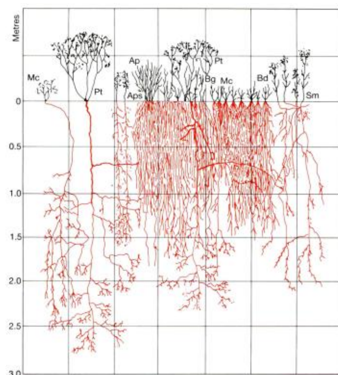
水份在葉子內蒸發，產生蒸騰牽引力（拉力）。隨著水份蒸發從氣孔走出去，產生引力把細胞的水表層拉回孔隙的細胞壁，形成有極大張力的凹樣半月板。

如 L.J. Henderson 所言，水有驚人的特性。水有驚人的表面張力，可以爬上玻璃杯的邊緣。這是由水份子之間的氫鍵所造成，美麗的小 Y 形結構，實際上液態水是一層又一層已經形成氫鍵的水份子。

表面張力把凹樣半月板拉回去。數十億這些東西產生的力量，足夠強大到把水份從根部傳輸到 100 米。木質部負責傳輸，有非常小的直徑和強壯。否則木質部內部形成泡沫，水錐會因爲空蝕效應被壓碎，頂部葉片乾涸至死。

這是植物吸水生理的簡單說明，實際上是複雜得多，但已足以說明問題。演化在三、四億年前才解決木質部和韌皮部的問題，此後一直在很大程度上完善。

從草原土壤的橫切面可以看到植物的個體生態，以及與其它植物的競爭關係，競爭是爲了透過根部爭奪水源。



在多年平均雨量後，短草草原的根部生長

有些植物的根部可以深入地下，有些很淺；植物把土壤環境分成不同吸水地區。順帶一提，蚯蚓也是分區的。有些植物是非常厲害的競爭對手：來自澳大利亞的桉樹和來自澳大利亞北部，新幾內亞和所羅門群島的木麻黃樹已引進世界各地。我到過科西嘉島的田野實驗站，柏克萊校園和烏干達中部，四周都是桉樹。世界各地都栽種這種樹木，桉樹從土壤汲水的能力非常厲害，可以把地下水位降低，令上層土壤變成沙漠，足以殺死任何競爭對手。木麻黃也是殺手，其優勢在於根瘤可以固定氮素，因此可以生長在很多其他植物不能生長的地方。因此，這些樹木傳播得很好。



非洲 Kalahari 沙漠的金合歡樹[204]，樹根可以深入地下 46 米，超過 150 英尺，可以把水份輸送到它 20 米高的樹頂，地下

這些生理適應不僅影響個別生物的生存和繁殖，也影響周邊的生物，適應得好的生物會損及適應不那樣好的。

河流出口的環境長滿了植物，是地球上最具生產力的生態系統。大量落葉和死去的藻類掉到河口的底部，然後分解，分解細菌用光了氧氣。

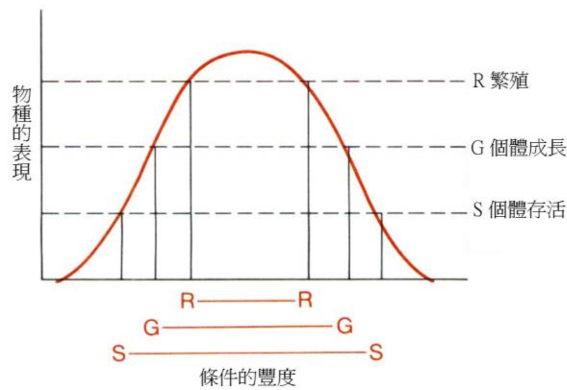


有紅樹林生長的河口，這裡的土壤底層是黑色泥巴，含硫化氫，臭雞蛋一樣臭。這是非常惡劣的生長環境，植物的根不能取得氧氣。多細胞植物的細胞一直在帶氧環境中演化，如今如何適應沒有氧氣的危險環境？紅樹林具有這些形態適應。樹根突出像小虹吸管，可以吸入空氣中的氧氣。身處黑暗環境的根部沒有葉綠體，不能內源製造氧氣，必須從大氣中取得。紅樹林做得到。

生態位

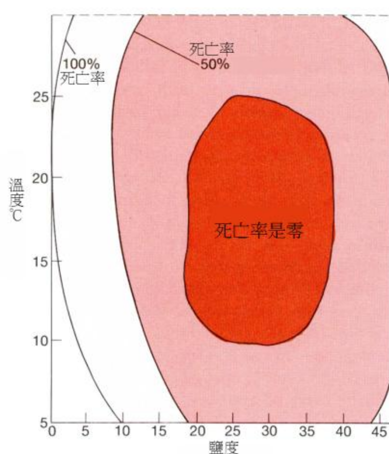
總結一下，要點是任何生物，無論是植物或動物，變溫或恆溫動物，病毒或細菌，藍鯨或紅木，都滿是生理和形態的適應，決定了生物能夠生存和繁殖的範圍和資源條件。作爲一般性的概念問題，可以總結爲**生態位** ecological niche 形式。

[204] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/b/b4/Acacia_Negev.JPG/280px-Acacia_Negev.JPG



環境變量影響物種的表現，例如溫度、氧氣濃度、pH 值等等。物種可以在變量的一定範圍內繁殖(R)，個體可以成長(G)的範圍更爲廣闊，個體可以存活(S)的範圍最爲廣闊。

生物可能探索一些本身無法成長的環境，有一些環境生物可以成長但無法繁殖，有一些環境是如魚得水，能夠完成生命週期。



這二維生態位圖是研究沙蝦 Crangon 存活的實驗數據，說明鹽度 25-37%和溫度攝氏 10-25 度的範圍內，死亡率是零。

可以把這進程多推一步，加上第三維，第四維，看看生物可以在什麼可能範圍存活。斜率曲線表示有互動。上圖所見，死亡率爲零的鹽度範圍稍稍受溫度範圍影響。

生態位是多維超體積。上圖只是二維圖，可以擴展到三，四，五，十以及多維。這是人類發明的智力工具，以了解生物如何演化來處理環境問題。這工具是用來提取關鍵特徵。

這些維度可以視爲非生物性和生物性。非生物性維度包括溫度，鹽度，濕度，氧氣，二氧化碳，pH 值。生物維度包括天敵，競爭對手，病原體，互利共生的生物；以上這些會共同演化。因此，一個物種的生態位是與其他物種的生態位共同演化，所需時間是演化時間的比例。

世上的生物演化不會對地球的溫度分佈有很大影響。生物變量不會導致非生物變量的共同演化反應。這些都是強加於過程的事物。

若是有天敵／獵物，或寄生蟲／宿主的互動，或是兩個競爭者對峙，雙方可以繁殖和存活的生態位超體積會因爲雙方的共同演化而改變。

這即是說生態位不是預先存在的模具，等待生物倒入。演化創造了劇場，也創造了角色。在戲劇上演時，演化正在改寫劇本，重新塑造演員，加入新演員，重新設計道具，重新裝飾劇場。這是一個很長的劇目，有很多主角。

如果認爲生態位是靜態，這只是錄像或電影的一張硬照。生態位是真正動態的東西。

下一講討論種群增長，以及密度如何影響種群增長。

第二十六講：種群增長：密度的效應

理解種群增長，生態學優而爲之，有直覺的美妙感覺。要掌握種群增長，重點是「乘法」。有一定數目的東西，正在生產更多的東西，第二回合的數量是與第一回合的數量成正比：這東西自我相乘。要把弄一下這過程才可以牢牢記住。

複利

今天先談論與密度相關的增長，基本上是複利計算。如無限期增長，複利收益以倍數增長，我們都會很富有。

當我在瑞士當教授，向瑞士人解釋：大學始建於 1460 年，如當時投資 100 瑞士法郎，以保守的瑞士利率 4%計算，到了今天，這筆投資大於整個地球的國內生產總值。他們認真的對我說：「啊，你忘記了拿破崙。」什麼都一筆勾銷。

基本論點是複利很快產生一大堆東西，而乘法的增長率是快於利率的算術差。以下圖表說明利率的小小差別可以產生巨大的差異結果。

利率	倍增所需時間	$100 投資 70 年後可得
1.00%	70 年	$200
5.00%	14 年	$3,200
10.00%	7 年	$102,400
10x		512x

這是銀行帳戶的算法，同樣可以用於生物和種群。從上圖可見，利率從 1%增加十倍至 10%，70 年後的收益增加 512 倍。

種群增長

利率的細微差別導致結果有重大差異。稍後會見到種群的利率是出生率和死亡率之差別。稍稍調節出生率和死亡率，增長速度〔即是種群的利率〕有很大差別。

b= 人均出生率

d = 人均死亡率

r = b-d = 人均增長率

種群有 N 個生物，這即是 $dN/dt = rN$

斜率= rN

再談談倍增時間的數學，開始熟悉上圖的符號，經常在種群動態學與生態學用到。B 通常指出生率，D 爲死亡率，增長率是出生率減去死亡率。

有 N 個生物體，寫下最簡單的微分方程，這就是種群變化率等於增長率，乘以生物的數目。

這即是說種群增長的斜率是 rN。如 Y 軸是生物體目 N，X 軸是時間，看起來就是上圖。在任何時間，種群不斷飛躍增長。增長率這指數過程是與〔增長率 x 生物數目〕，即是這關係的斜率。

dN/dt = rN -> dN/N = rdt；兩邊積分得出 ln(N) = rt +常數；兩種指數化，積分常數定爲等於開始時的數目 N_o，得出 $N_t = N_o e^{rt}$。

這也是基本的複利公式，可以用於銀行賬戶，也可以用於生物。

如增長率爲 r，要多久種群可以倍增？倍增時間是 td，N_o 是開始的數目，N_{td} 是倍增的數目。$N_{td} / N_o = 2$.要滿足這情況， $2 = e^{rt}$ $\ln(2) = rt_d$ $t_d \approx 0.69/r$. 簡單算法：利率%除以 69=倍增時間；如用近似值計算：利率除以 72=倍增時間。

以下是智力習題。假設兔子的無性生殖種群全由雌兔組成，各自成長三個月即可生殖，生下兩個子女後死亡。即是每三個月增加一倍。所有後代全部存活至生殖期。成年兔體重一公斤，增長與密度無關。每隻兔子佔地 100 平方厘米，一米的十分之一。

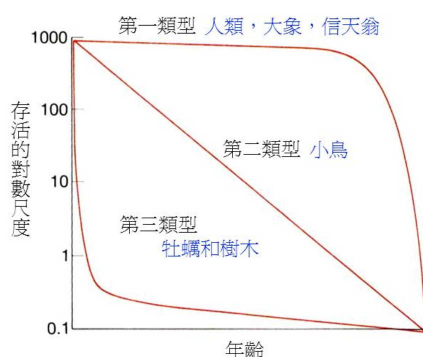
需要多長時間兔子覆蓋高度有兩公尺？大家會很驚訝並不需要很長時間。覆蓋高度六公尺要多久？還可以不止於此。要多長時間這膨脹毛球可以超過光速？在這一刻，毛球的直徑相等於多少個地球軌道？我算過一次，答案是大約七百五十年，大概相等於木星的直徑。

還可以追問要多長時間會到達引力塌縮成爲黑洞？我認爲這在毛球達到光速之前已經發生。因爲已超過太陽的直徑。這荒謬例子的要點是指數增長迅速會變出很多東西。噢，沒有提到兔子從那裡找到食物。增長速度的微小變化造成後果有很大差異。

倍增時間是思考增長率概念的非常方便方式：增長率的百份比除以 69 得出倍增時間。

這公式沒有年齡結構，只是假設各生物的生殖和死亡都有相同的概率。這是不正確的。

年齡結構影響增長



最明顯的是不同年齡的生物種群的生殖率和死亡率各有不同。較爲現實去處理種群動態，應要考慮年齡結構造成的差別；換句話說，研究人口學。

未成年生物不會生殖，年老生物的死亡概率高。有時，新生兒有很高的死亡概率。環顧世界，可以看到大致上有三種不同類型的存活曲線。X 軸是年齡，以在算術尺度表達；Y 軸是存活的對數尺度。看看第三類型的存活曲線，0 歲的數目明顯下降，出生不久之後只剩下一個。半對數圖有一條直線，意思是在特定

的時間間隔，有固定的死亡比例。第二類型是例子。

第一類型看來有很不錯的生活，直到老去，迅速老化。這類型的曲線包括人類，大象和信天翁等等。小鳥和水螅有第二類型存活曲線。牡蠣，樹木和蘭花有第三類型存活曲線；它們製造驚人數量的種子，大部分種子死去，但如長到成年，前景是相當不錯。上下兩條曲線的平坦部份說明這一點。

環顧世界，不同生物的人口統計有相當多的持續變化，如仔細分類可以看到一些極端例子，有助了解生物遇上的種群動態多樣性，以及選擇壓力的多樣性。

爲了方便分析，要懂一點人口統計的符號。我逐一介紹時，會指出可能絆倒初學者的一些關鍵問題，以確保各位牢記重要的區別。

x = 年齡

t = 時間

p_x = 從 x 存活到 x+1 的概率

l_x = 從出生時存活到年齡級別 $X= p_0 p_1 p_2 \ldots p_{x-1}$

m_x = 在年齡級別 X 每雌性生物的雌性後代= b_x

α = 成熟的年齡，即是第一次生殖的年齡

Ω = 上次生殖的年齡

r = 種群增長率

R_o = 雌性後代的預期壽命=淨生殖率=每一代的增長率

$\lambda = e^r$ = 每時間單位的增長率

先要區分年齡和時間。2009 年的 62 歲和 21 歲有區別，過去二十年發生了什麼事？同一時間有不同年齡的人，在不同時間有同齡人。所以 x 追踪年齡，t 追踪時間。

對存活有兩種看法。其一是 p_x: 從現在到明年或下一個時間單位的存活概率，視乎選擇的時間尺度單位。

其二是 l_x：從出生到年齡級別 x 的存活概率，即是從出生到 1 歲，1 至 2 歲，2 至 3 歲等等到現在爲止存活概率之總和。

m_x是 x 年齡的雌性有多少子女。α 是成熟年齡；Ω 是上次生殖的年齡。人口學的「成熟年齡」不是指有第二性徵或生育能力的年齡，而是第一名子女出生的年齡。

r 是種群增長率，是出生率 B 減去死亡率 D，這是那一刻的人均種群增長率，相當於銀行利率。

R_o是雌性後代的預期壽命。人口學往往只跟踪雌性，因爲雌性是限制增長率的性別，其生殖率決定種群增長率。因此 R_o 是每一代的增長率。$\lambda= e^r$ 是每時間單位的乘數增長率。

以上的一切是根據生命表計算。生命表是會計工具，有點像天擇，但這不是重點，我想強調的是生命表不是看似那樣的簡單。

生命表基本上是出生和死亡的枯燥會計，但影響深遠。正如自然選擇是基於四個很簡單的條件，但仍然創建了所有複雜的事物，例如大腦和肝臟等等，生命表雖然表面簡單，實則複雜。

生命表至少有以下三項。（一）l_x是出生到年齡 x 的存活概率。（二）b_x或 m_x是年齡 x 雌性的雌性後代的數量。（三）$l_x m_x$是存活到 x 和有 m_x後代的概率。

因此，所有年齡 x 的 $l_x m_x$是每一雌性終生的預期雌性後代數量，即是計量種群增長的 R_o。

生命表				
x（年齡）	p_x（存活）x->x+1	l_x（存活）0->x	m_x（出生率）	$l_x m_x$
0	0.50	1.00	0.00	0.00
1	0.50	0.50	1.00	0.50
2	0.00	0.25	2.40	0.60
				R_o=1.10

舉一個簡單例子：追蹤的對象全都不能活過三歲，所以最終的存活率是 0。但既然全都出生了，所以出生的概率是 1；活到 1 歲的有 50%，活到 2 歲的有 25%。$p_0 \times p_1 = 0.25$。

這些生物在 1 歲時成熟，生殖能力越來越好，到 2 歲時每名雌性有 2.4 個後代。她們對適應度的影響是這樣：有一半能活到到 1 歲，有 1 個後代；有四分之一活到 2 歲，有 2.4 個後代。這些數目相乘相加，得出 R_o = 1.10。R_o 大於 1 很重要，這說明種群在增長。

若是要預測在今後幾年的年齡分佈是怎樣？首先，新生兒的數量=各年齡級別的當年存活雌性數目 *x* 預期生殖能力（生育多少個子女）。其二是任何年齡級別存活的人數=過去一年年輕一級存活的人數 *x* 存活概率。這很簡單，騙人的簡易生命表，只是簡單會計。

種群增長

年齡 x	p_x	m_x	N^0	N^1	N^2	…
0	0.5	0.0	10	34	17	…
1	0.5	1.0	10	5	17	…
2	0.0	2.4	10	5	3	…

這是同一個生命表，三個年齡級別各自添上 10 個生物。新生兒有 10 個，1 歲的有 10 個，2 歲有 10 個。每年齡級別的種群有一半可以存活：今年 10 個，明年餘下 5 個。有小數點的當整數。這個 N 是同類種群，N^0是父母一代，N^1是子一代，N^2是子二代…。

種群增長

年齡 x	p_x	m_x	N^0	N^1	N^2	…
0	0.5	0.0	10	34	17	…
1	0.5	1.0	10	5	17	…
2	0.0	2.4	10	5	3	…

出生數目又如何？每個一歲雌性各自生育一個後代，共 10 個;每個二歲雌性各自生育 2.4 個後代，共 24 個；這就增加了 34 個。10 個只能活 5 個，24 個只能活 12 個，所以下一年只有 17 個從這一組活下來。

如此類推，每一代得出一個轉換矩陣。這就是所謂 Leslie 矩陣。線性代數可以測算未來的事物。數學軟件 Matlab 或 Excel 報表都可以處理。

如種群有穩定的出生率和死亡率，會有三項特點。（一）年齡分佈穩定：每個年齡級別的個體保持穩定的比例。比如五歲與十歲的比例保持不變，而且是很快達致，不是立即，但相當快。

（二)年齡分佈達致穩定，整個種群和各年齡級別都會以增長率 r 不斷的呈幾何級數增長。（三）有年齡結構的種群，其增長率與不受密度影響的種群一樣：$dN/dt = rN$ (而 $r = b-d$)。

這是小鳥的生命表。這些鳥飛到我家的飼鳥器，有麻雀，山雀等等。它們的生命表看起來像這樣，但都活得不長。

生命表			
x（年齡）	l_x（存活）	m_x（出生率）	$l_x m_x$
0	1.00	0.0	0.0
1	0.30	2.0	0.6
2	0.20	2.0	0.4
3	0.10	2.0	0.2
4	0.00	0.0	0.0
			$R_o = l_x m_x = 1.2$

l_x 是年齡 1，2 和 3 歲的存活概率。m_x 是出生率，三個年齡級別都是一樣。$l_x m_x$ 是種群增長率，每一代是 1.2。

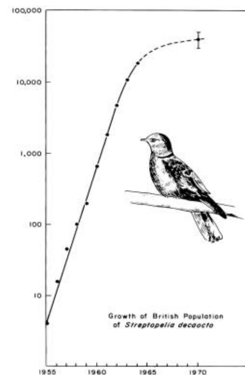
以上述爲基礎，可以得出幾項有趣的陳述。（一）種群在增長。因爲 1.2 大於 1.0。每一代以 1.2 倍增長，不是每一年。它們的**增代時間** generation time $T = (1/R_o)$ @$l_x m_x x = 2.0/1.2 = 1.67$ 年。這是新生兒母親的平均年齡。

增長率 r 大約是 $ln(R_o)/T = 0.11$。種群以複利年率 11%增長，每 6.33 年增長一倍。留意相對於 r，增長率 R 是以增代時間計算。當 $R_o = 1, r = 0$，種群只是自我替補，保持穩定。基於此，可以給出一些有趣的陳述：種群在增加；因爲 1.2>1.0，每一代增加 1.2 倍，不是每年。

（二）可以計算世代時間 $T = (1/ R_o) / l_x m_x = 2.0/1.2 = 1.67$ 年，剛好是新生兒母親的平均年齡；人口學術語是「增代時間」。

（三）可估算增長率 r，只是估算，不是很精確。$ln(R_o)/T = 0.11$。這種群每年以 11%增長，即是倍增需時 6.3 年。留意 R_o 是以世代時間計算，不同 r。如 R_o 等於 1，r 等於 0，即是人口保持平穩，只是自我替補。另一方面，種群有增長，年齡分佈可以保持穩定。穩定年齡分佈是指年齡組別的比例；種群穩定是指種群是否只是自我更換，或是增長或衰減。

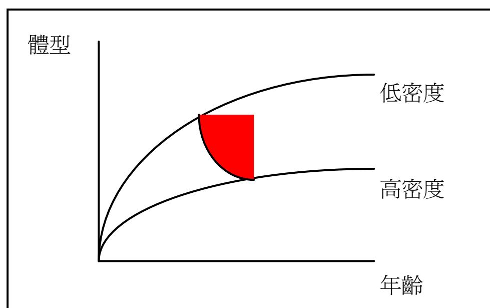
以上簡介人口統計學以及生態學家和人口學家對增長率的不同概念。我要批評，不是真的批評，而是評論一些基本假設。一旦引入年齡結構，簡單的動態變得複雜；加入密度，也是從簡變繁。



真正的種群是否呈指數式增長？

斑鳩是從外地引入英國，從很小的種群呈指數式增長。Y 軸（直軸）的數目是對數尺度，X 軸（橫軸）是算術尺度。直線顯示增長速度驚人，以倍數增長。大約每隔三年增長十倍。這些斑鳩真的是百子千孫，存活得很好。但到了頂端那一點，增長開始趨於平穩。

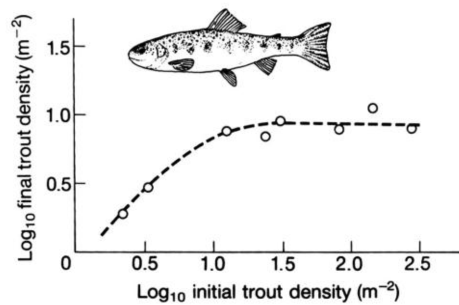
問題是日益增加的種群密度會如何影響生物個體的「人口」，出生概率和死亡概率？能否利用以上的概念來理解？



隨著密度增加，成熟年齡提高，體型縮細

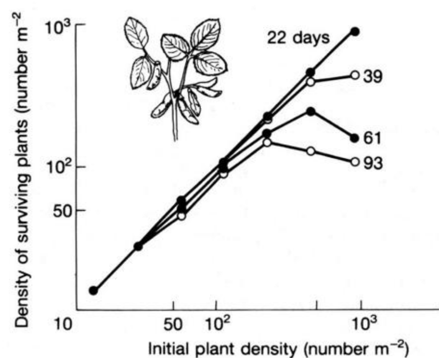
上圖有兩個高密度和低密度的種群：個體都是快速發育；不是種群增長，而是個體快速發育。在低密度時，隨著年齡增長，體型長大；在高密度時，個體體型發育緩慢。

大家可能已熟悉生物體成熟時，年齡和體型是有反應的常規。若是從低密度到高密度，在很多情況下，基本反應是生物較遲成熟，體型較小。決定種群增長的基本特點是成熟年齡。這基本上是時間區間以複利計算，而且對密度有可塑性反應。隨著種群密度上升，生物延遲成熟，而且體型較小。因此生殖能力較差，生殖期較遲，也較爲緩慢。



隨著密度改變的另一戲劇性發展是死亡率增加。這是鱒魚的實驗。兩條軸線都是對數尺度：直軸是鱒魚的最終密度，横軸是初始密度；曲線頂部呈水平線，表明已停止增長，或是密度已停止擴大。

在實驗河床分多次撒下幼魚，每平方米有不同的初始密度。這即是從每平方米 10 條提高到約 300；實驗最終得到的是每平方米有 10 條魚。可見有大量的魚在結束時死亡，可以想像爲物種之間的競爭。鱒魚爭奪食物，能夠存活的是最善於搶食。



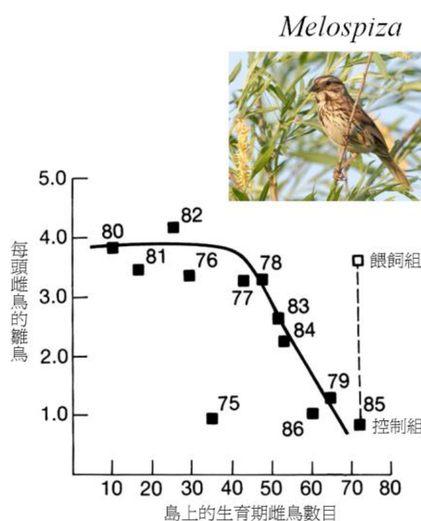
目前已經完成了有關植物的大量實驗。這是大豆的實驗。再一次，兩條軸線都是對數尺度：直軸是存活植物的密度，横軸是；每平方米的初始數量。

直軸是栽種的數量，範圍從每平方米約 12 或 15 一直至 1000。不同線條顯示種植後若干日子後的植物密度：22 天，39 天，61 天和 93 天。

這「人口」過程最終導致穩定的生物量。如實驗持續到收穫，最終每平方米會有約 100 株。這些植物調節個別的發育，每平方厘米的地面有同樣的根葉面積。

如裁種很多植物，植物會較小，葉和根較少；但無論初始植物密度是多少，如過程有足夠時間，每平方米的植物材料總量最終是一樣。

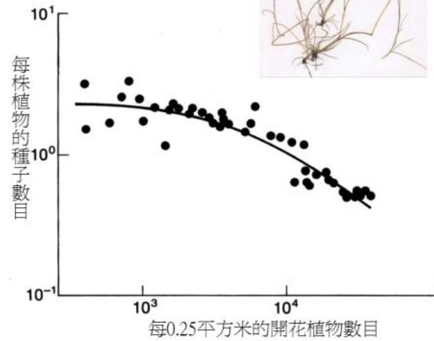
另一件事情是隨著密度上升，生殖力下降，這是因爲密度上升，食物競爭加劇，生物個體不能盡量取得食物，生殖能力降低。

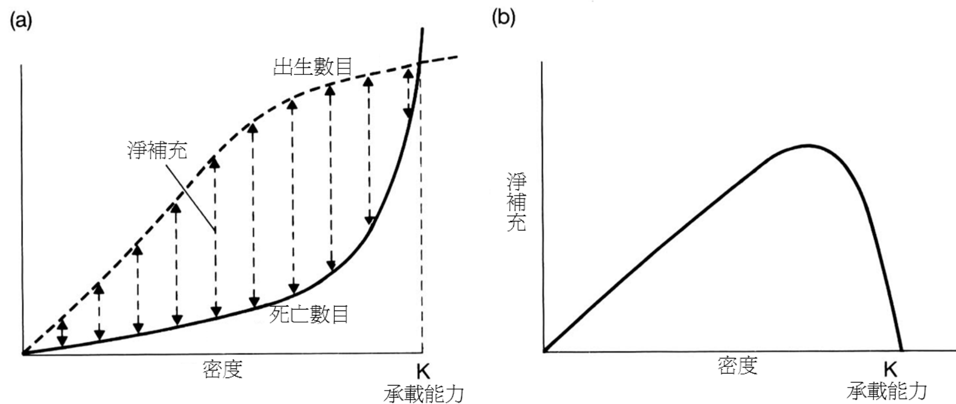


加拿大溫哥華島外海的 Mandarte 小島，可以觀察麻雀的自然變異。直軸是每頭雌鳥的子女數目，横軸是島上的生育期雌鳥，曲線是年份。可以看到隨著生育期雌鳥的數目增加，孵出的幼鳥數目減少。1985 年，科學家做了一項實驗，爲麻雀多加食物，看看是否可以操縱自然變異。1985 年數據顯示有額外食物的麻雀可以孵出幾近四頭幼鳥，沒有額外食物的只孵出一頭幼鳥。兩批雌鳥孵出後代的差異是三名，這是種群密度的影響；操縱實驗表明食物是影響的機制。

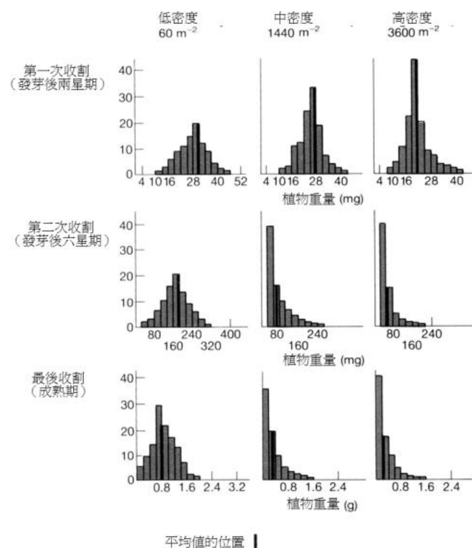


鼠茅草是荷蘭的沙丘植物，長於北海的沙丘。植物長得越擁擠，單株植物的種子數量減少。這是在大自然發生的事情，表明密度的影響是非常真實，也相當戲劇化。





這些效應可以合併。如合併出生數目和死亡數目，這即是從 0 到 K 的密度。(a)圖的實線是死亡數目，隨著密度增加而增加；虛線是出生數目，隨著密度增加而減少。兩線的空間面積是淨補充，在某些中間點的出生和死亡數目相差最大。圖中可見密度是 K 時，補充是零。K 點被稱爲**承載能力** carrying capacity。在密度-依賴的調節下，種群數量增加，直到達到承載能力 K 點，就會停止增長。在 K 點，種群增長爲零。





隨著密度發揮影響，種群的個體其體積分佈也起變化。以下用亞麻的有趣實驗來說明密度增加對生物個體的影響。

實驗開始時有低，中，高密度三組。發芽後兩星期有第一次收割，各組的植物重量分佈非常相似，都有不錯的鐘形曲線。六星期後有第二次收割，中，高密度兩組有明顯偏差：更多較輕的植物，重量級的少很多。最後收割是在播種 12 周左右，低密度組開始有一點點歪斜，但中，高密度組有極大的偏差。

隨著密度增加，就會發生這些事情。鱒魚實驗和鼠茅草實驗，結果都是有更少的大塊頭，更多的小不點。這是相當普遍的模式。

還有物種內競爭。有些個體長得比別的更好，導致這些體型大小和發育的分佈。競爭越多，幾個大塊頭和很多小不點之間有更大的偏差。這意味著，競爭導致不對稱。不對稱是數量的偏差：只有少數個體能夠存活和生殖，多數個體死去和沒有生殖。

在許多情況下，大塊頭的數目是相對穩定，而小不點的數目有更廣泛的差異。這是「最後產量衡值法則 law of constant final yield」。從鱒魚實驗可見在不同密度的溪流放魚種，最終得到的數量大致相同。這可能是存活的大塊頭數目，眾多小不點已被擠出。

這是演化的結果，是種群動態和天擇的直接聯繫。並非所有出生的生物都可以存活和生殖，有些挨餓或被擠出。活下來和可以生殖的也不必是壯健的大塊頭。許多大塊頭其實條件很差，幾乎沒有後代。物種內競爭極爲影響生殖能力和生殖成功率，意味著只要物種內競爭導致生殖和死亡的偏差，這就產生了天擇的條件。似乎生態有內部過程，拱手爲天擇提供了條件。

我之前提到加州沙丁魚漁業在 1948 至 1955 年間崩潰的案例，至今還未復蘇。崩潰是因爲情況影響了以太平洋浮游生物維生的幼魚，不是因爲漁業濫捕成年的沙丁魚。這說法已被證實。

越來越少幼體補充成體種群，個別成體面對較少的種內競爭，反應就是多吃一些，發育得更快，可以更多生殖。最後一艘漁船拉上最後一網，決定停止捕撈，漁民捉到極少數，但體積龐大的沙丁魚，約一米長。

這些沙丁魚可以長得那麼大，因爲釋放了種內競爭。如能夠重新建立漁業，有大量幼魚補充種群，幼魚成長後的體積會縮小到以往。這是依賴密度的種群增長如何影響美國加州沙丁魚種群。

種群受限於很多東西，不止是食物的限制，還受限於繁殖地點，空間和許多有限的資源。隨著種群密度增加，個體依循反應的規範轉移：減少發育，體型較小；長大爲成體時，體型有更多變化，生育能力較低和有較多變化，死亡率較高和有較多變化，因爲要面對密度依賴。

成功的物種是棲息地和生態系統的優勢物種，然後種內競爭往往比種間競爭是抑制增長的更重要因素。既然佔主導地位，數量必然豐富，個體的平均互動是與同一物種，而不是另一物種的個體。在這情況下可以預期有種內競爭產生種種所有可能是重要的影響。如果是罕見物種，或者種群密度低，情況可能是相反，與其他物種之間的相互作用可能產生這些影響。

但無論是種內或種間的互動，對已增加的整體密度的影響可能在質量方面是十分相似：減少發育，成體更小，生育能力降低，死亡率較高，以及所有這些參數有更多變化。

下一講討論物種之間的競爭。餘下的時間我很樂意回答任何問題。

沒人發問，即是一切都解釋清楚，各位都可以解釋清楚。太棒了。我有這樣的經驗：我在英屬哥倫比亞大學唸研究生的第一年，被請去當統計課程的助教。當時是一月。

我接手後發現儘管上學期課程是由名教授主講，他講課引人入勝，談吐得體，深受尊崇，但學生實際上對統計學知之甚少。

問題是學生以爲教授說得這樣清楚，他們明白了一切。情況並非如此。直到他們要自己解釋，才發現無法解釋，於是恍然大悟。

參考閱讀

彭仁君〈種群與種群增長〉

第二十七講：種間競爭

今天談論種間競爭 inter-specific competition（物種與物種的競爭）。上一講說的是種內競爭 intra-specific competition（物種之內競爭），看看密度影響種群增長。

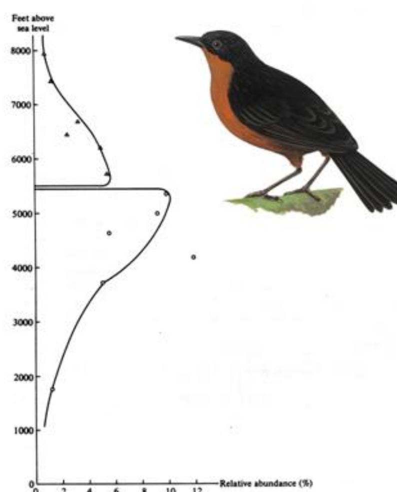
如個體在其從受精卵到成體到生殖的一生中遇上種群密度增加，效果會是降低發育：成熟時體型較小，子女較少。通常情況下，下一代的質量較低，種群死亡率較高。這是種內競爭的一般影響。然而，動物和植物不是生活在只遇見自己人的世界，而是往往生活在複雜的生態群聚。我們要了解在複雜群聚發生什麼事。

種間競爭的概念

先展示一些經典的描述方式，然後說明一些實驗以證明競爭，提出抽象的概念框架，然後回到競爭的複雜現實。

思考物種之間的相互作用時，只需使用簡單的邏輯。以前已提到：「寫論文不要害怕使用簡單的邏輯。」群聚中的生物相互作用可以有簡單邏輯。

競爭只是物種之間的一種互動		
物種 A->物種 B	物種 B->物種 A	
－	－	競爭（Competition）：兩物種因競爭共同資源，雙方利益受損。
－	**0**	片害作用（Amensalism）：一方利益受損（寄生或掠食），另一方無影響。
＋	－	掠食（Predation）：捕食者（Predator）與獵物（Prey）。 寄生（Parasitism）：宿主（Host）與寄生物（Parasite）。 放牧（Grazing）：草食性動物捕食植物（例如草）或其他多細胞生物（例如藻類）。放牧不同於掠食，因爲被吃的生物體沒有因此被殺害。
＋	＋	互惠共生（Mutualism）：雙方從互動中得益。
＋	**0**	單惠附生（Commenalism）：一方有利，另一方無影響。
＋（有利影響）　－（有害影響）　0（沒有影響）		



實證

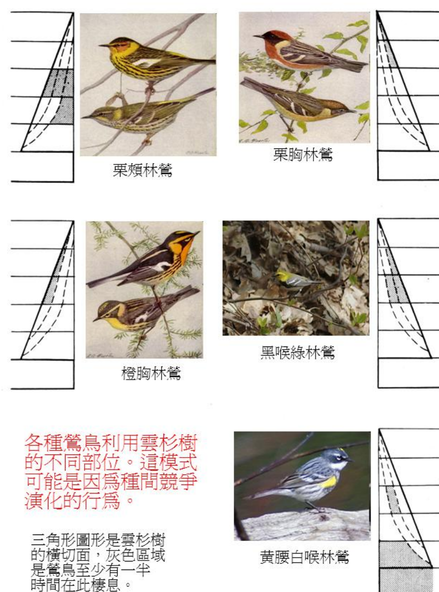
有一些自然史模式令生態學家相信種間競爭的重要。賈德戴蒙 Jared Diamond 在新幾內亞觀鳥，發現有多個畫眉鳥（島鶇）的物種，有兩個是同一屬。通常，同「屬」的物種生態非常相似，吃的東西往往非常相似。

有趣的是這兩物種各自盤踞不同海拔的山坡，各自在本身的地盤數目越來越多，然後雙方在海拔約一英里山坡相遇時，突然不見跡影。看來是兩個物種互搶地盤，在數量最多時頂住了對方。

這是啓發性模式。這邊界沒有證明是有種間競爭的理由。各位有什麼想法？可能雙方各自有打掉對方的疾病。可能一方可以抵抗吃鳥蛋的掠食者，另一方無法抗拒捕食者，反之亦然。

可能是很明顯的競爭。如果沒有實驗，不知道是什麼原因有這一條明確的分界線。有些暗示，看起來可能是競爭。

各種鶯鳥利用雲杉樹的不同部位。這模式可能是因爲種間競爭演化的行爲。



Robert MacArthur 博士論文是研究鶯鳥。左圖要留意的是不同品種的鶯鳥使用雲杉樹的不同部位。三角形圖形是雲杉樹的橫切面，灰色區域是鶯鳥至少有一半時間在此棲息。栗頰林鶯利用中部和下層內部，橙胸林鶯使用外部中間三分之一，栗胸林鶯使用上部三分之一，黑喉綠林鶯使用內部，黃腰白喉林鶯使用靠近地面的內部。

看起來北美的鶯鳥瓜分了雲杉樹，各自使用一部份，彼此不用碰見。這是有趣的觀察，仔細想一想，這意味著鶯鳥會遇上更多的種內競爭；避免了種間競爭，更多種內競爭。

如果認爲「嘿，這已經引起了競爭」，這是無形中假設這些關係是如何強大。這是說種間競爭比種內競爭重要。這模型帶著暗示，但未被實驗證實。

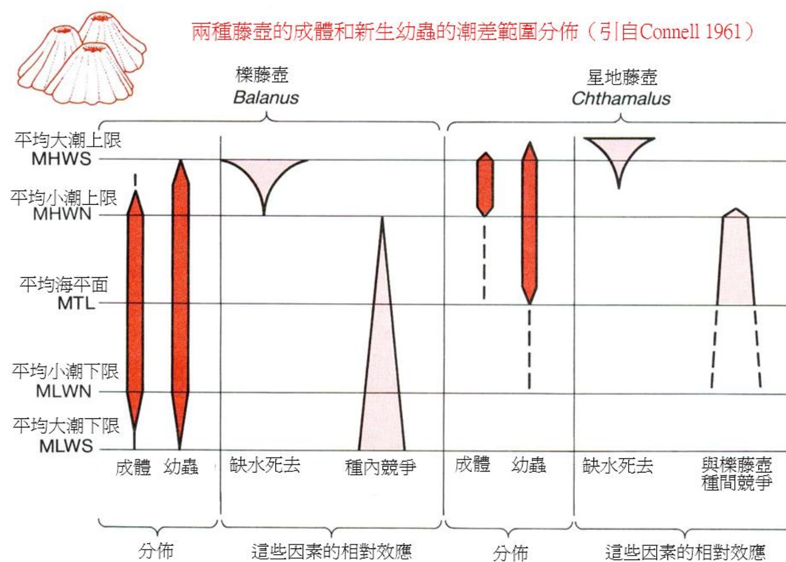
這些各種各樣的模型啓發 Evelyn Hutchinson 提出觀點，以解釋爲何地球有這麼多物種。他說，長期以來演化會產生物種以填滿這世界，物種越來越懂得更好利用遇到的資源，地球可以承載多少生物，是受限於物種的數量。

與 Hutchinson 同一時代的 Garrett Hardin 等人闡述所謂的競爭性排斥原理：兩個對資源有相同生理需求的物種無法均衡共存於同一地方。這假設的背後是認爲目前的均衡是經過漫長時間建立，競爭性排斥原則適用於此。這意味兩個物種不能佔據完全一樣的生態位(上文的鶯鳥和畫眉的例子），多樣性主要取決於競爭，而不是掠食或疾病等等。

看看大自然在何種程度上曾偶而證實這些想法。加州大學名譽教授 Joe Connell 有一項實地試驗，顯示兩個物種之間的競爭確實很重要。



Connell 在蘇格蘭愛丁堡大學的博士學位論文是研究蘇格蘭潮間帶岩石的藤壺，特別對比大體積的櫟藤壺 Balanus balanoides（左）和小體積的星地藤壺 Chthamalus stellatus（右）。



他實地操作實驗，發現櫟藤壺的大體積幼蟲分佈在頗大的潮差範圍，從平均大潮下限到平均大潮上限。每月一次大潮漲到最高位，櫟藤壺幼蟲可以分佈在整個潮差範圍。然而，櫟藤壺對缺水敏感，這些幼蟲長大後，很多因為缺水而死去，所以櫟藤壺的範圍上限降低，但在此之下的潮差範圍活得很好，但面對的問題主要是其他櫟藤壺互相排擠（圖片右二柱的尖錐形）。

當兩個發育中的藤壺彼此相鄰，其中一個可以潛行到另一個的底部，撬開同胞讓它掉下來。藤壺的樣子看來像非常沉悶，緩慢移動的石頭，但實際上為了爭取空間而有一點點的直接競爭活動。

星地藤壺是小人物，唯一可以做得到的是在潮間帶高潮部分的乾水地區尋求庇護。幼蟲可以在藤壺不能生存的乾水地區存活下來。星地藤壺面對的問題主要是在潮間帶低潮部分被櫟藤壺壓擠，窒息和碾碎。



另一套著名的早期競爭早期實驗是由 Gause 主持。他是俄羅斯的生態學家，後來是流行病學家。1920 年代，他利用草履蟲做了一些早期的研究。他研究三個品種：（從左至右）雙小核草履蟲 Aurelia，尾草履蟲 Caudatum 和袋狀草履蟲 Bursaria。

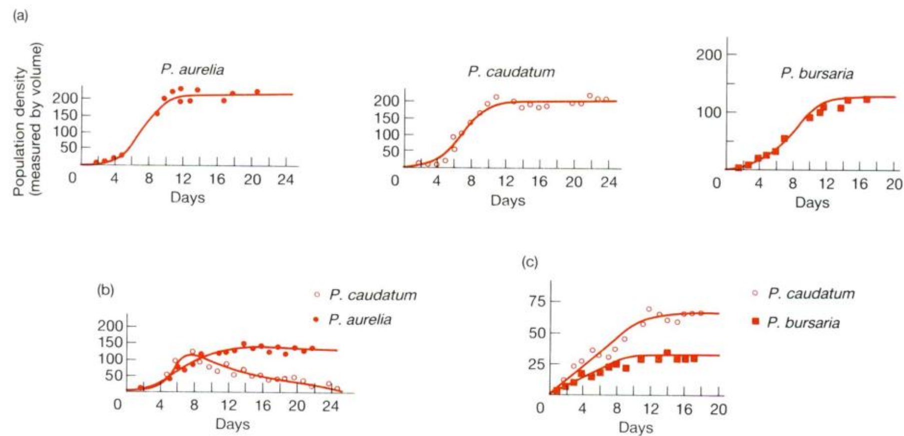


Figure 7.2. Competition in *Paramecium*. (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* and *P. bursaria* all established populations when grown alone in culture medium. (b) When grown together, *P. aurelia* drives *P. caudatum* towards extinction. (c) When grown together, *P. caudatum* and *P. bursaria* coexist, though at lower densities than when alone. (After Clapham, 1973. Data from Gause, 1934.)

(a)列小圖是三種草履蟲的密度，以每毫升計算。Gause 發現如不同品種生活在一起，雙小核草履蟲完全排斥尾草履蟲（b 圖）；尾草履蟲和袋狀草履蟲可以並存（c 圖）。

在這種情況下，兩種草履蟲的種群密度都較低於獨自生活。尾草履蟲在 a 列第二圖的 Y 軸有 200，與袋狀草履蟲並存時只有 75（c 圖）。兩種草履蟲都抑制對方的密度，由此可見雙方是有競爭，但可以共存，沒有消失。看起來有兩個可能的選擇：一方勝出，另一方慘敗；或是雙方共存。

在過去五六十年已經完成許多關於物種競爭的實驗；Connell 之後有 Bob Payne，他較多研究掠食者。

Nelson Hairston 在北卡羅來納州阿巴拉契亞山脈大規模研究蠑螈，最終證明只要拿走一條蠑螈，其他蠑螈成長得更快，有更多子女。只要拿走一條蠑螈，已經可以證明有競爭。

在所有這些實驗，要點是實驗結果通常是高度不對稱。這即是說有兩個競爭物種，拿走物種 A 對物種 B 影響大，拿走物種 B 對物種 A 的影響不是同一程度。不對稱競爭似乎相當普遍。

影響變得極不對稱，可能是因爲片害作用（一方利益受損，例如寄生或掠食，而另一方無影響），而不是競這。在某些情況下，除去物種 A 對物種 B 沒有影響，但除去物種 B 對物種 A 的影響可能極爲嚴重。

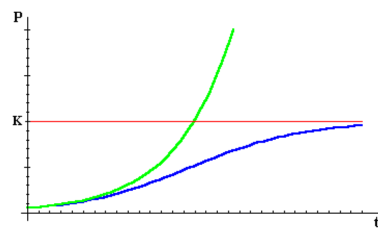
這些情況可能是連環劇。資源競爭可能削弱了某物種的競爭能力。舉例來說，如果植物相互競爭，以陰影遮蓋對方，被遮掩的一方越來越難長出根部，很難取水。種間競爭可能觸發一連串效應。

植物已經開發了早期預警系統，知道是否即將進入競爭。植物不能知道是否與另一物種競爭，但會知道開始被遮蔭，因爲進入葉綠體的近紅光和遠紅光有移動。植物會產生一種激素，發出信號向朝光方向長出枝幹，離開遮蔭。布朗大學的 Annie Schmitt 在這方面做了有趣的研究。

計算



如何概念化這一切？1838 年，比利時人口統計學家 Verhulst (1804-1849)簡單修改了上一講的密度依賴指數方程，他的關鍵想法是隨著密度上升，人均增長率(dN/dt)/N 直線下降，直至承載能力 K 爲零。他的**邏輯性增長模型** logistic growth 是指種群在有限環境受環境制約，與密度相關的增長模型：dN/dt = rN(1-N/K)



大多數種群受限於資源，即使只是短期；長期而言，沒有種群是不受資源限制。左圖是種群增長的兩個可能途徑。綠線是上一講提到的沒有限制的指數式模型；藍線是受限的增長，因而種群必然是少於承載能力 K。如種群相對於 K 是微小的，兩個模型幾乎是一樣。如種群越接近 K，作爲 K 的百份比越來越大，受限藍線的走向偏離不受限的綠線，最終增長率爲零。（譯註：這個 P 等於上一段的 N。）


Alfred Lotka


Vito Volterra

Alfred Lotka (1880 –1949)和Vito Volterra(1860 –1940)把以上的方程式延伸到多物種競爭。Lotka 是約翰霍普金斯大學的人口學家，專門研究 1915-1935 年的人口數據。Volterra 是著名的意大利數學家，女婿從事地中海的漁業管理。女婿偶爾和岳父吃飯，徵詢岳父對漁業問題的意見：「假設有兩個魚類物種互相競爭，可以設想漁船隊是捕食者，應如何預測動態？」

Volterra 是精深的數學家，認爲這些問題很有趣，把答案寫在餐巾交給女婿。這些只不過是他的偶然心得。Lotka 和 Volterra 想出同樣的方法把這些問題形成概念，基本上是利用單一物種的框架，只是把其他物種的密度轉換成爲這一物種的相同數目。

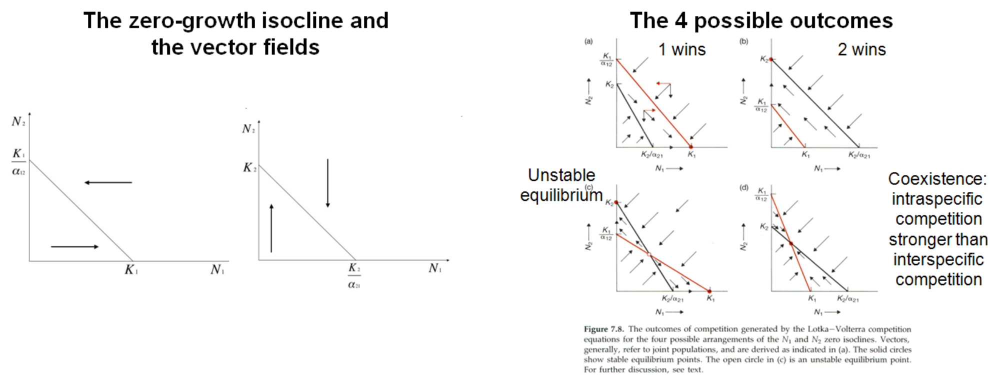
有一些術語。N = 種群大小；r =增長率；K =承載能力；1,2 是兩個物種；α=把種間影響轉換爲種內等值的競爭系數。他們寫下的邏輯性方程是

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - \{N_1 + \alpha_{12} N_2\})}{K_1} \qquad \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)}{K_2}$$

用文字寫出來：「物種 1 的變化率等於物種 1 的內在增長率 x 物種 1 的現有數目 x 計量密度的份子。」

計量密度的方法，是考慮現在情況和物種 1 的承載能力還差多少。現在的情況是有一些物種 1，沒有盡用承載能力；接著是把物種 2 轉換為等值的物種 1。

他們提出的種內競爭影響方法，可能是把單一物種的情況轉換為兩個物種的的最簡單方法。



（譯註：教授有講解以上兩張投影片的方程，但他的跳躍語言很難組織為容易理解的文本，譯本沒有包括幾頁的講解。建議有數學基礎的讀者參閱台灣國立中央大學數學系中文網頁 **The Lotka-Volterra Model of Interspecific Competition**。網上也有許多參考資料。）

Lotka - Volterra 方程式之重要，不是在於對現實的準確描述，現實有時比方程式混亂得多，主要是這方程式是很好的分析工具，有助認識到一些定性方法可以簡化微分方程複雜系統的分析，無需完成所有的數字的計算。

這方法簡化了複雜的現實，也是極好的分析工具，所以向各位介紹。大自然可能不是這樣運作，但這是另一個問題，這就是為什麼要做實驗。

即使諸君沒有從數學上解答相關的微分方程，利用 Lotka-Volterra 種間競爭模型可以得出四個種情況：物種1勝出、物種2勝出、不穩定均衡、穩定均衡。即使是對競爭的非常簡單分析，已足以證明當種內競爭強於種間競爭時，共存是可能的。

舉個例子。巴拿馬熱帶雨林有許多無花果樹，是熱帶雨林非常重要的植物。無花果掉在地上，立即被果蠅據為己有，搔首弄姿，吸引異性。不同無花果品種吸引不同的果蠅物種，這偶然機會或是什麼一回事。

巴拿馬熱帶雨林地面的資源分散，每個無花果是集中的種內競爭。吸引異性，也吸引了更多同類，幼蟲長大後要互相競爭。

這過程導致穩定共存的情況。可以有十七種果蠅生活在一株無花果樹，這過程證明種內競爭是強於種間競爭。

Lotka - Volterra 模型的分析給出要檢視的的關鍵標準，這實際上也反映在非常複雜的自然狀況。若是沒有 Lotka - Volterra 模型的簡單分析，這可能被忽略。

總結



這是阿爾卑斯山的棲息地，大概是七月第一週。草坪上鮮花盛開。這是複雜的環境：有草，有開花植物。每十平方米可能有 50 或 100 種蘭花。土壤中有菌根。蚯蚓把地下棲息地分裂爲三個或四個生態位。有很多東西，很多事情，很是複雜。

曾經有一個很有趣的植物競爭實驗。採摘草坪上各種各類的植物種子，記下植物的鄰居植物。通常一株植物不會有超過三或四種鄰居植物。把收集的種子在溫室培育，隨機安放各品種；用意是測試比較種子在那種情況下長得更好：大自然的鄰居或是人爲的隨機鄰居。

結果是大自然的鄰居模式是優勝於人爲的隨機模式。大自然的鄰居模式是什麼的過程，導致有較好的後果？答案是草坪上散落著許多不同物種的種子，埋在土壤，春天時發芽。經由競爭調節的選擇，在幼苗階段已發揮作用；種內和種間競爭相互作用，決定那些成體植物可以存活。可能有二十，三十，五十株幼苗經篩選後只有一株成體存活，草坪上所見的都是天擇的結果。

草坪上的植物，每一代都經歷種間競爭的調節。「選擇」發揮作用，是顯示每個物種指標有很多遺傳變異以爭取競爭能力，否則「選擇」無從發揮。每個物種都有各種可能的競爭機制，一些應付這鄰居，一些應付那鄰居。這樣一來，草坪可以有多個物種或是一個物種的多個不同的基因型。

總結種間競爭。確實有這回事，有助於形成大自然的群聚。這不是形成群聚的唯一力量，但往往是不對稱的。所以常常是大塊頭獲勝。

無論是在實地和實驗室，最好的證明方法是拿走一個物種，看看如何影響其他物種。Lotka - Volterra 模型有助了解和綜合實驗的結果，指向一個關鍵結論。

這關鍵結論就是當種內競爭強於種間競爭，物種可以共存。這模型和其他模型預測可以有計這競爭性排斥和競爭性共存，視情況而定。因此，強調競爭性排斥原則必然適用於生態環境的所有時空，這說法是錯誤的。因爲在強種內競爭的特定情況，共存是可能的；排除不是唯一的合乎邏輯的結果。

第二十八講：生態群聚

這一講談論生態群聚 ecological communities，進一步鞏固之前有關競爭、捕食和疾病的討論。先談談四十年前的傳統看法，然後介紹現今的主導觀點。我要強調歷史的重要性。群聚不是孤立的縮影，而是在現實世界中發展，有本身的歷史，這很重要。太空也有群聚。下一講討論島嶼生物地理學和集合種群。這一講也會略略提到，因爲擴散確實影響群聚的結構。

群聚 communities 是在一個地方棲息地的所有物種，物種之間的相互影響是由於競爭，捕食，寄生蟲和病原體，在實際系統中這些東西互相影響。群聚生態學家從這些複雜事物中得出一些可以廣泛適用的概念。

傳統概念



Evelyn Hutchinson (1903 –1991) 首先提出競爭驅動物種集合的傳統觀念。他在 1958 年發表傳世文章〈向 Santa Rosalia 致敬，或是爲何有這麼多動物？〉[205]。Santa Rosalia 是聖人，西西里島有教堂以她命名。Hutchinson 渡假期間到教堂觀光，在教堂水池看到兩種水蝽：一大一小，但看起來一樣，也吃同樣的東西。

這啓發他想到整個地球，奇怪爲何爲何有這麼多動物？他的答案是演化把動物擠進了可用的生態位。如果這是事實，互相競爭的物種的相似程度應有限制；這正是他所看到的，看到這兩個物種生活在怎水池，大小不一。他感到疑惑是什麼演化過程造成物種有不同大小？他認爲是競爭。

他量度了兩種水蝽，然後閱讀有關的文獻，想出這一點：較小體型的物種似乎穩定在較大體型物種的身長 75%左右。其他文戲提到黃鼠狼、大鼠，伊朗鳾鳥和加拉帕戈斯小鳥的類似比較。從這些資料他得出異域和同域的測量數據，總結物種生活在一起時（同域）的差異，是甚於分開生活（異域）。似乎生活在一起時，生物受到一些影響而各自變得有點不同。這被視爲估算在有競爭影響之下，類似性受到局限。這是傳統的看法。許多實地操控實驗的數據和文獻都指出競爭是重要的。所以有這樣的想法：競爭塑造了現今的世界。

第二個想法是食物鏈自上而下的控制。這是關於在食物鏈中掠食者的習慣，尤其是與競爭的相互作用。早期的想法是，如在食物鏈上級的捕食者喜歡捕食佔競爭優勢的獵物，無形中是保護了處於競爭劣勢的物種。

可能發生的事情是這樣的：如果拿走了捕食者，食物鏈沒有頂級，只有食草動物互相競爭，會發現佔主導地位的競爭對手將排除劣勢的競爭對手，後者走向滅亡，群聚變得更簡單。因此，在這個意義上，捕食是維持群聚的生物多樣性，處於劣勢的競爭對手也可以活得好，因爲更善於逃避捕食者。

---

[205] *"Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals？"*

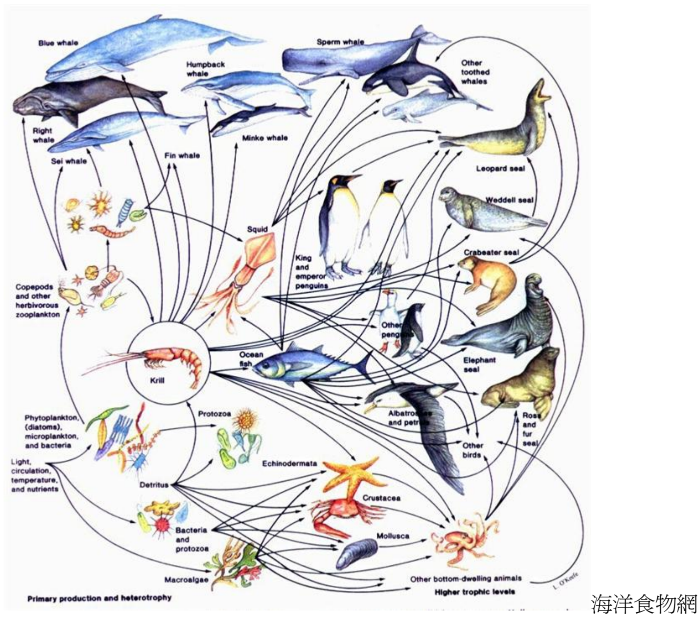
另一份經典文獻是 Brooks 和 Dodson 的 1965 年文章，他倆是本校人物。Stan Dodson 是大二生，幫助 John Brooks 完成論文。他們研究生活在康涅狄格州水庫和湖泊的水蚤和其他浮游動物被鯡魚吃掉。

Bob Payne 的 1966 年文章也是研究潮間帶的岩石。他清除了大片潮間帶的海星，一次又一次清除確保沒有海星，然後觀察在沒有這頂級捕食者之後，群聚如何重組。

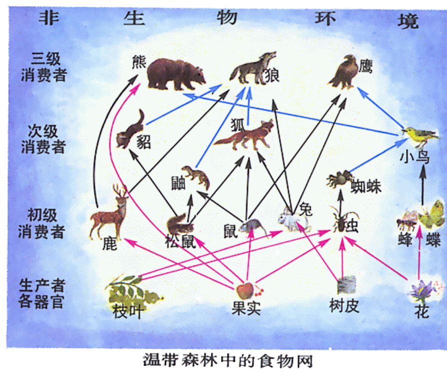
主要的營養階級		
營養階級	能量來源	例子
光合作用生物 photosynthesizers	太陽能	綠色植物、光合作用細菌、原生生物
食草動物	初級生產者的組織	白蟻、蜢、水蚤、鯷鱼、鹿、鵝
初級食肉動物 primary carnivores	食草動物	蜘蛛、鶯鳥、狼、橈腳類
次級食肉動物 secondary carnivores	初級食肉動物	金槍魚、獵鷹、殺人鯨
食雜動物 omnivores	多個營養階級	人類、負鼠、蟹、知更鳥
食腐者 detritivores	其他生物的屍體或廢物	真菌、許多細菌、禿鷲、蚯蚓

能量是通過食物鏈的營養階級流動。所謂自上而下的控制，即是初級或次級食肉動物以食草動物爲盤餐，食草動物的食物是捕獲太陽能的植物。雜食動物和食腐者是另一個循環。

食物鏈是簡單的線性鏈，其實是過於簡化。若是以食物網表達，事情變得有點複雜。

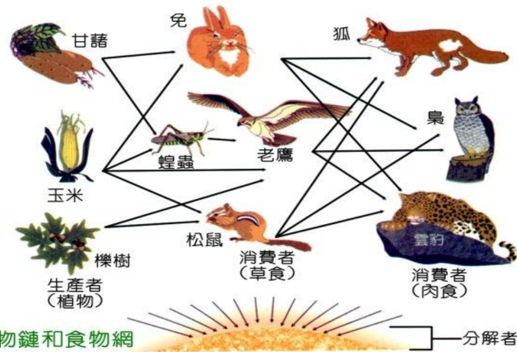


海洋食物網



温带森林中的食物网

[206]

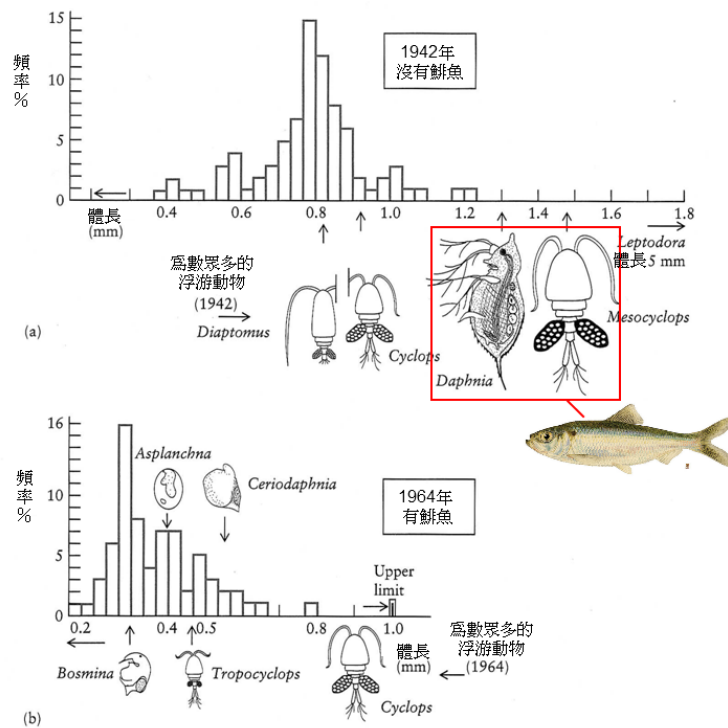


[207]

食物網圖片簡單表達生物之間的複雜食物關係，涉及陸地、海洋、地底、土壤等等的大大小小生物，表達物質和能量不同方向的流動。這些所謂自上而下的控制，是極度簡化了極爲複雜的實際情況。

推薦閱讀：侯平君：〈食物網與營養階〉成功大學生命科學系

實證



美國康涅狄格州Crystal湖的浮游動物研究，對比鯡魚進入湖泊前後的物種情況。
(b)圖的一些浮游動沒有出現在(a)圖，因爲當時數目少。

---

[206] http://www.zszx.info/imagematerial/upload/dl/ZCP6L3217HYIP6TR.gif

[207] http://140.111.34.194/teach/shared/teaching_data/8/508/508/img/image001.jpg

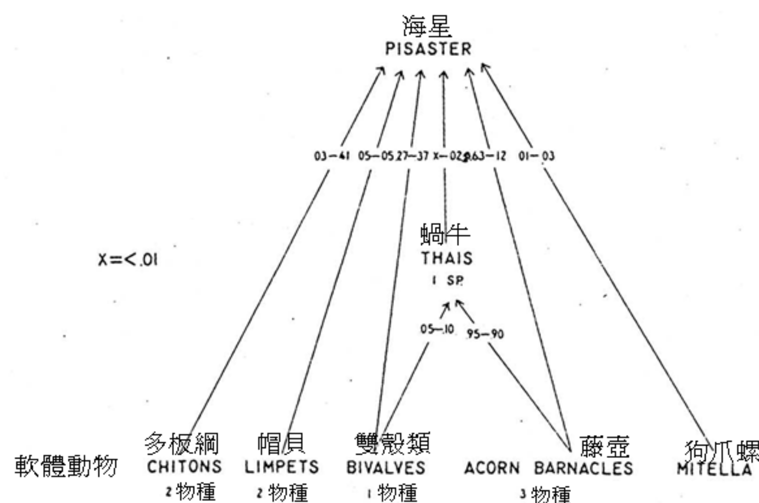
圖片總結 Brooks 與 Dodson 在康涅狄格州某湖泊的研究。直軸是數量百份比，橫軸是浮游動物的體長。上圖是 1942 年沒有鯡魚的情況。那四個小怪怪是佔主導地位的浮游動物，體積是依照比例的。下圖是 1964 年的情況，鯡魚進駐，大體積的浮游動物變小了，另外一些小怪怪數量增加，可以測量。鯡魚吃掉了大體積的浮游動物，讓小傢伙多了存活的機會。鯡魚進駐或離開湖泊，可以完全重組群聚。

同時要記住，大塊頭要更長時間才能成熟，小傢伙成熟得較快。這僅是湖中的物體改變了體積的分佈，整個種群動態和能量轉移率也重組了。

本系一位博士正進行實驗證明湖中是否有魚，會誘發浮游動物有反應，把更多能量投入生殖而不是發育，因爲預期會受到掠食者重創，於是重新分配體內脂肪，改變體內元素的比例。這些變化有非常深遠的後果，通過食物階級影響整個群聚，不僅影響能量的流向，也影響元素的比例，例如食物鏈不同地區的碳、磷和氮等元素的比例。



Bob Payne 研究潮間帶岩石的海星。海星是基石掠食者。貽貝是佔優勢的競爭者，藤壺是處於劣勢的競爭者。



Mukkaw灣海星主控的小網絡。N是觀察所見捕食者吃掉的食物數目；
海星N=1049；蝸牛N=287。圖片的數字，左側是食物數目，右側是卡路里。

海星吃蝸牛，帽貝，也吃貽貝和藤壺。沒有海星，貽貝會覆蓋整個潮間帶，趕走其他競爭者。有海星吃掉一些貽貝，其他競爭者才有存活的空間。這是營養階級的啓蒙概念。這些概念來自

Brooks 與 Dodson 觀察的大自然鯡魚實驗，以及 Payne 操控的海星實驗。這一假說認爲捕食的影響在整個食物鏈或食物網傳播。

對這方面有興趣，可參閱 Pace, Cole, Carpenter, & Kitchell 的 1999 文章〈不同生態系統揭示的營養級聯 *Trophic cascades revealed in diverse ecosystems*〉。他們定義營養級聯是相互作用，在食物網多個環節產生一個豐度或生物量的反模式。

舉例說明：簡單的食物網只有三種生物。大量的頂級掠食者，減少中層的消費者，增加基層生產者的生物量。營養級聯背後的概念：敵人的敵人就是我的朋友。

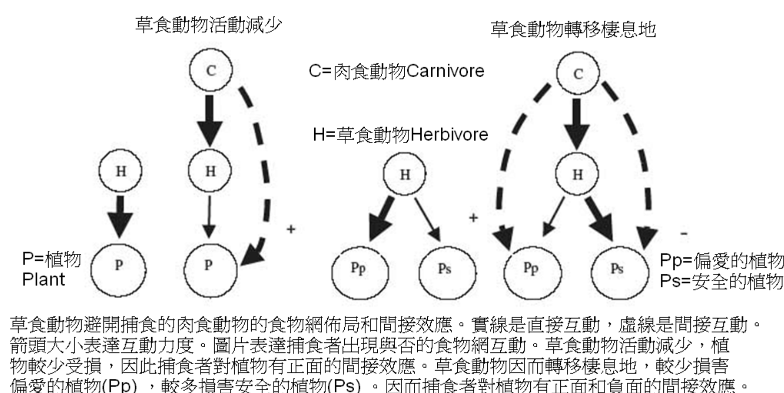
Aldo Leopold (1887-1948) 是美國最偉大的環保主義者，一百年前在耶魯大學林木系畢業。他騎著馬在美國各地的國家公園旅行，在《沙郡年紀 *A Sand Country Almanac*》記述：

> 「從那時起，我目睹一個州又一個州撲殺狼群。我目睹許多沒有狼群的山脈，朝南斜坡縱橫著鹿群踏踐的小徑。我目睹一切可食用的灌木和幼苗被啃囓，先則枯槁，繼後死亡。我目睹一切可食用的樹本腰高之下禿無樹葉。」

這是頂級捕食者從北美生態系統消失的後果。伐木業經營和削光的山頭，多的是精似的營養級聯的例子。如森林茂盛，鹿群的數目少，美洲獅的數目也少。如森林被削光，營養級聯倒轉過來。鹿群數目增多，因爲有很多植物可供啃囓。山獅種群增多。但隨著樹木長大，鹿群減少，山獅種群太多了。

我在在加拿大卑詩省唸研究生時，溫哥華周圍的森林就是在這種狀態。當時有一群飢餓的山獅尋找食物，會來到溫哥華郊區，連狗也吃掉。

一天，有人看見山獅拖著他的兒子，立即用船槳攻擊山獅，救回兒子。山獅後來被槍殺。遺憾的是人類和野生動物在這種情況下互動，雙方都不好過。



草食動物避開捕食的肉食動物的食物網佈局和間接效應。實線是直接互動，虛線是間接互動。箭頭大小表達互動力度。圖片表達捕食者出現與否的食物網互動。草食動物活動減少，植物較少受損，因此捕食者對植物有正面的間接效應。草食動物因而轉移棲息地，較少損害偏愛的植物(Pp) ，較多損害安全的植物(Ps) 。因而捕食者對植物有正面和負面的間接效應。

這是營養級聯的簡易圖，取材自林業與環境科學學院 Os Schmitz 教授的文章。C 是頂級掠食者，食草動物 H 行為上要避開 C。P 是植物。實線是直接互動，虛線是間接互動；線條的厚度代表互動的力度。左一柱沒有 C，只有 H，直接影響 P。左二柱有了 C，H 數量減少，也減少對 P 的直接負面影響；即是 C 對 P 有間接的正面影響。左邊這兩柱是行動的改變。右邊兩柱是棲息地的改變。H 轉移棲息地，減少損害偏愛的植物 Pp，增多了對安全植物 Ps 的損害。因此，C 對 Pp 和安全的植物 Ps 有間接的正面或負面影響。

Os 教授說明的是，有了食肉動物不只是改變了中間層種群的數量，也導致草食動物減少活動或轉移棲息地。

他利用操作實驗證明這一點。頂級捕食者是蜘蛛，食草動物是蚱蜢，植物是草地或雜草。有很多蜘蛛，蚱蜢會減少活動，這對植物的增長率有間接的正面影響。蚱蜢可能喜歡吃某一種草，但如果蜘蛛也喜歡在這裡覓食，蜘蛛進駐會導致蝗蟲轉到較少首選植物的棲息地，實際上這導致群聚重組。

營養級聯的效應，不僅只是影響草食動物或任何中間層次的數目，也改變它們的行爲，棲息地偏好以及生命史反應；以上文的湖泊實驗爲例，生命史反應包括生態化學計量，淡水系統的元素比值。營養級聯確實影響了能量和物質在群聚中流通的速度和性質。



英國廣播公司的大自然記錄片有許多這些相互作用。殺人鯨喜歡吃海獺，海獺喜歡吃海膽，海膽喜歡吃海帶。經典的北太平洋營養級聯是關乎殺人鯨的密度和它們是否喜歡吃海獺。

自 1980 年代，人們觀察到殺人鯨越來越偏愛吃海獺。海獺曾經被俄羅斯毛皮商人幾乎趕盡殺絕，最近才見到數量日益增加。海獺是非常可愛的動物，深受人們歡迎，有一定程度的受保育聲望。

就群聚生態而言，爲何殺人鯨越來越多吃海獺？是否它們以前的口糧不見了？殺人鯨以前的口糧是鮭魚（三文魚），不是沙丁魚，沙丁魚太小了。阿拉斯加的鮭魚漁獲崩潰。殺人鯨餓了，開始進食海獺。這些事情經常發生。捕食者可以改變口味，導致這個特殊的營養級聯變得明顯。殺人鯨改吃海獺，海獺減少。海獺減少，海膽增多。海膽增多，海帶減少。這是 Carpenter 等人文章的結論。

這些例子說明海洋，淡水和陸地生態系統都確實有營養級聯。例如，螳螂影響昆蟲，昆蟲影響植物；蜥蜴影響蚱蜢，蚱蜢影響植物；狼影響駝鹿，駝鹿影響香脂冷杉；蚊子幼蟲吃原生動物，原生動物吃細菌；諸如此類。這些對群聚組織發揮了重要作用。

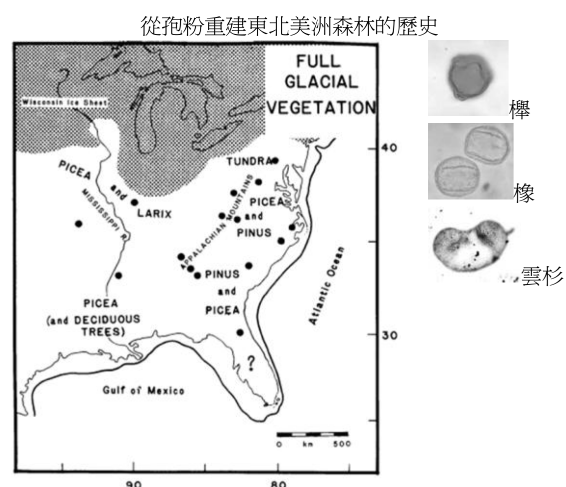
到目前爲止，這些都是對群聚結構的初步看法：一切都在競爭，物種數量取決於競爭。這些看法因實驗和觀測而修改：捕食者對食物網有重要影響。捕食者有選擇地吃掉佔優勢的競爭對手，得以維持生物多樣性，構成營養級聯，爲低級生物打造「敵人的敵人就是我的個朋友」格局。爲何捕食者喜歡捕食佔競爭優勢的獵物？

佔競爭優勢的獵物數量較多，在演化的歲月，捕食者被演化過程塑造更善於獵食最常見的東西。在某些棲息地，捕食者的體型是大於成功的亞物種。聰明的捕食者會選擇能量最多的餐食。佔了競爭優勢，但因爲種種理由容易被人所乘，例如跑動不快，成爲捕食者的獵物。這是小結。

看看還有什麼事情會影響群聚結構。以上是很好的理論，但分析沒有考慮現實世界真實群聚的一些重要事情。那就是歷史。

歷史

在上一個冰河時代，北美洲已經有模式，造成現在所見的萬事萬物。Margaret Davis 的出色研究重組了冰河退卻後北美森林重建的歷史。Rosie Gillespie 目前做類似的研究，重建夏威夷群聚的組合。兩項研究都是利用過去時間的探針。研究落葉林的探針是花粉。最後我以 Bob Ricklef 的總體看法作結。



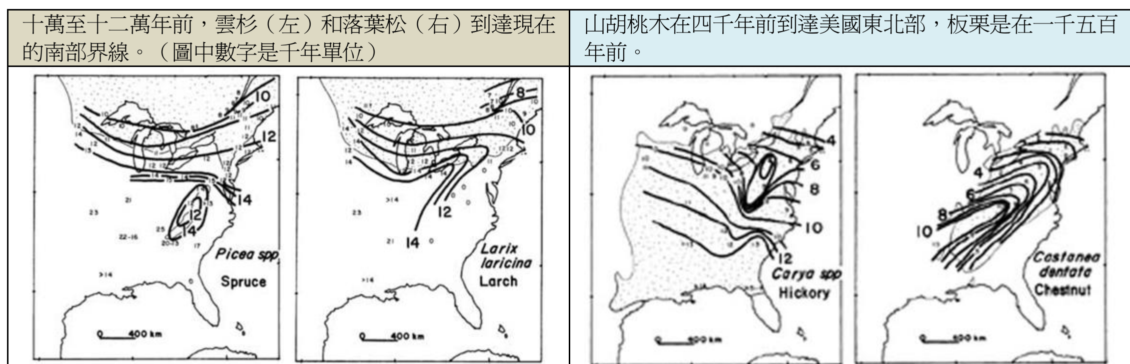
北美洲略圖，說明一萬八千年前冰原植被（灰色部份）和主要植被分佈範圍。黑點是植物化石的地點，確定有一萬八千至一萬八千五百年的歷史。

Margaret Davis 在北美東部以前有湖泊或沼澤的地方，收集形成細層的落下花粉，進行測年分析。如沼澤一直不受干擾，可以鑽孔取出核心，往回每年數數，也可以利用碳十四測年法等等，多方面核實重組數據的準確度。

灰色部份是威斯康星冰川，苔原 tundra、雲杉 picea、松 pinus 和落葉松 larix 遍佈。南部有落葉喬木 deciduous trees。

花粉很堅硬，能夠長時期保持形狀。植物經歷長期演化，有很多方法保護寶貴的 DNA。

十萬至十二萬年前，雲杉（左）和落葉松（右）到達現在的南部界線。（圖中數字是千年單位）	山胡桃木在四千年前到達美國東北部，板栗是在一千五百年前。



Margaret 發現冰川融化後，雲杉和落葉松首先回到北方。雲杉在一萬年前推進到加拿大。落葉松以類似速度向北移動，約在八千年前到達加拿大魁北克市。山胡桃木在四千年前到達美國東北部，板栗是在一千五百年前。

要提到疾病對構建生態系統的重要。大約在一萬至一萬二千年前，有證據指出森林疾病爆發，幾乎清除了從馬薩諸塞州到明尼蘇達州的大片森林。很可能是某種疾病或森林昆蟲爆發。這有歷史記錄。

芸芸眾生，來去有時。這是生態演替的重要評論。若是只看眼前的群聚，忘掉歷史，整個北美的廣泛範圍群聚都會有非常相似的物種，都會有這些硬木和針葉樹種。可能有人假設這些物種到來時是有特定的組合，才可以共存。



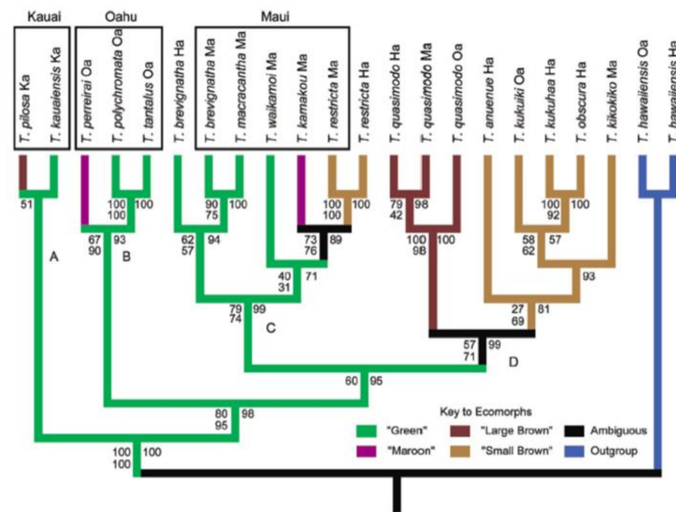
Fig. 1. Examples of the four ecomorphs. **(A)** Green, *T. waikamoi*. **(B)** Maroon, *T. kamakou*. **(C)** Small brown, *T. kukuhaa*. **(D)** Large brown, *T. quasimodo*. [Photos: (A), W. Haines; (B to D), R.G.]

歷史記錄表明這不是事實。各群聚的物種有不同時序的組合，物種不是依次序先後到來，而是各自發揮，最終各群聚有相當類似的性質。硬木類尤其有不同的時序。一些走得快，一些走得慢。美國東部的硬木林的樹種幾乎是隨機組合。

樹木擴散率取決於種子。山核桃或橡樹北移的速度取決於松鼠埋藏種子的速率，大概是每一代 50 或 100 公尺。楓樹的種子像直升機，可以乘風北上數百英里。Margaret Davis 對美國東部硬木林的分析，指出物種組合是頗爲隨機的序列，不是事先有準備。

現在看看夏威夷的蜘蛛，這些蜘蛛的外觀受生態環境影響（**生態變種** ectomorphs）；這四個都帶著快樂的笑面，小小的印記，看上去都很高興。

可以看到這些蜘蛛看起來類似加勒比地區的安樂蜥蜴，在同一群聚有不同外觀，而且在不同島嶼都有這種格局。



上圖是蜘蛛有夏威夷的分佈，以膚色可分爲六類生態變種：綠、褐紫、大型褐色（深褐）、小型褐色（淺褐）、混合（黑）和外群體（藍）。夏威夷群島之中，Kauai 是有五百萬年歷史的最古老島嶼，然後是二百六十萬年的 Oahu，Maui- Molokai-Lanai 在更新世時是一個島嶼。夏威夷大島只有四十萬年。

看著這些模式有什麼訊息。蜘蛛從 Kauai 出發，向南遷移到其他島嶼。以後的發展有兩種可能性：可以形成小群聚或物種。

有許多演化活動，產生了一些物種，然後遷移到新地方，與當地的物種一起生活，形成小群聚；這是前者。祖先物種來到新地方，形成物種，從這個分支形成群聚，有多個不同物種了，這是物種形成。

圖片說明在夏威夷群島不同棲息地的生態變種。灰色圈=火山。myrs. =百萬年。四分圖是四種生態變種：綠、褐紫、大型褐色（深褐）、小型褐色（淺褐）。每個生態變種有多個蜘蛛物種。留意同一地點不會有同一膚色（生態變種）的兩種蜘蛛物種。這不可能是概率。如每一生態變種的概率是 25%，而物種是隨機分佈在十二個火山地點，每地點的兩／三／四種蜘蛛分佈取樣不會出現同一膚色（生態變種）的兩種蜘蛛物種，其概率 p 極小($p<10^{-6}$)。若是以每個變種被觀察的頻率來推算，其概率會是更小($p<10^{-7}$)。

以 T. quasimodo 爲例，這蜘蛛從 Oahu 的演化源頭，向各島嶼擴張，成爲其他島嶼小群聚的部份。

第二件事是群聚的多樣化。Maui 和 Oahu 的四個蜘蛛物種似乎是最多的，這都是中間年齡的島嶼。在年輕的夏威夷和古老的 Kauai，群聚是較爲簡單。

我必須指出這模式是來自救亡活動。夏威夷是物種滅絕之都，有很多人在努力在物種滅絕之前記錄這些模式。

這項研究發現同一地點不會有同一膚色（生態變種）的兩種蜘蛛物種，似乎在棲息地已經解決了問題。這證實了 Hutchinson 的「物種聚集」概念。

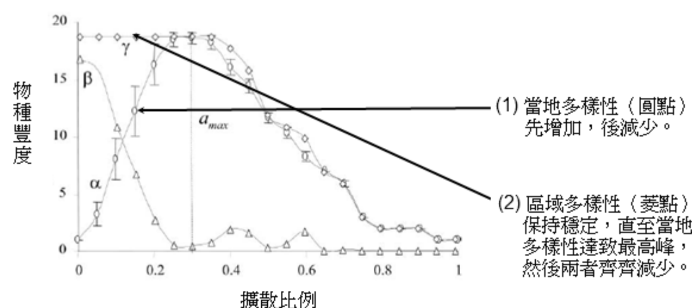
每地點最多只有四種蜘蛛，而且是不同的變種，各自使用棲息地的不同部位，行爲不同，膚色不同。有人會疑惑這些蜘蛛在系統發育方面是如何有關連。例如，褐紫蜘蛛可能有綠色或深褐色的祖先，淺褐色蜘蛛可能有深褐色的祖先，但在這裡有綠色的祖先。

系統發育指出變種是會聚式達致，而譜系地理學表明物種形成和小群聚兩種力量提它們帶入群聚；當地模式指出不可能超過四個品種。Margaret Davis, Rosie Gillespie 和其他人提出這歷史理念，那麼是否有一些共通的模式？Bob Ricklefs 就向自己提出這問題。



這是美國東部阿巴拉契亞山脈的硬木森林，足以提醒我們從歷史與空間的角度來看，世上是沒有當地群聚這回事。地球上每個群聚都是受到空間和時間大尺度過程的影響。當地力量和歷史力量對群聚的作用，與捕食和競爭同樣重要，或許更為重要。要了解這過程，必須以綜觀全貌的大尺度來分析。現在有宏觀生態學（macroecology）以全球尺度來研究這些事物。在這個尺度，可以看到事物因為擴散而跨區域整合，導致小群聚進程；擴散也帶來其他地方的物種。分子系統學可以跟踪這過程，一如 Rosie 的演化樹。

集合群聚：模擬模式中的擴散效應



物種豐度是群聚之間擴散比例的函數。圓點線=當地群聚；
三角點線=群聚之間；菱點線=區域規模。
amax是物種多樣性最大時的擴散值。

Mouquet N, Loreau M. 2003. **Community patterns in source-sink metacommunities American Naturalist** 162: 544-557.

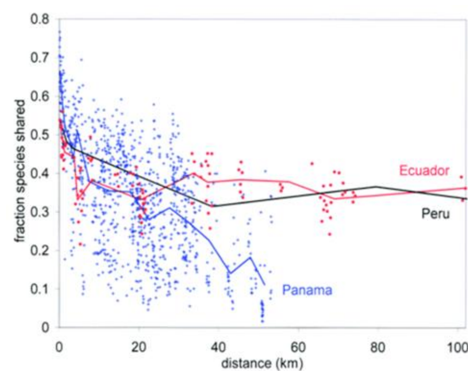
如在電腦建立地貌，模擬這過程，有一個有趣的模式。這是 Michel Loreau 的一些研究。直軸是物種豐度，橫軸是擴散的比例，有多少事物在地貌中走動？

多樣性

當地多樣性 local diversity，是在當地地點可以數到有多少物種，，而區域多樣性 regional diversity 是以一州一省為範圍。當地多樣性，是指一個水庫，湖泊；區域多樣性是指夏威夷群島。留意上圖：（一）當地群聚的多樣性（圓點線）先增加，後減少。當擴散未開始時，各物種小群聚是獨特的；隨著擴散，眾多小群聚變得均質，沒有什麼獨特了。（二）區域群聚的多樣性（菱點線）一直保持穩定，直至當地群聚的多樣性達到頂峰後，兩者都減少。隨著擴散遍及整個地貌，獨特物種可以隔離孤立生活的機會越來越少，中間水平的擴散可以得到最大程度的生物多樣性。



看看真實世界的模式，能否在亞馬遜雨林看到預期的事物？



左圖說明熱帶森林不是完全因爲區域物種隨機擴散匯聚而成，有些物種比預期的更爲廣泛擴散。直軸是物種分享的份數，橫軸是以公里計的距離。圖片表達三個國家的分佈：厄瓜多爾（紅線）、秘魯（黑線）和巴拿馬（藍線）

Condit et al. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. Science 295: 666-669

巴拿馬是相對較小的國家，取距離五，六十公里的兩點，共享物種只有 0.15 左右。進入厄瓜多爾和秘魯，亞馬遜河流域有廣闊的森林，可以見到有一些樹木擴散得很遠，橫跨整個非洲大陸。

在更新世，亞馬遜流域大部分實際上是稀樹草原；直至大約一萬二千年以前，南美洲是相當乾燥。秘魯和厄瓜多爾安第斯山脈，委內瑞拉高原有庇護所。現在覆蓋南美洲三分之一或一半的巨大森林，是在一萬年前從庇護所擴散出來。可以看到有一些樹木能夠長距離擴散，相當迅速，最終覆蓋了大部分的熱帶雨林。

自上次冰期以來，亞馬遜雨林依然沒有穩定年齡分佈，不應視之爲穩定的生態系統。迄今亞馬遜雨林依然在轉變。

總結

這一講是關於群聚生態學的思想史。初始概念認爲群聚是取決於競爭的某種穩定均衡。然後是捕食和擴散這些自上而下的控制，捕食是自上而下的控制，擴散和小群聚是在區域框架中的控制。還有時間的角度，群聚的匯集需要時間，而這是地質時間的尺度：冰川來來去去；大陸漂移是在一個更長的時間尺度。我認爲群聚是由冰期周期驅動，而不是大陸漂移周期。以上的一切意味著，就眼前所見事物，心中要有多層次的想法，才可以形成你可能想要測試的重要替代假說。下一講是島嶼生物地理學和集合種群。

第二十九講：島嶼生物地理與入侵物種

上週五，各位粉墨登場，在舞台上的表演很類采，我不能決定誰最出彩，所以大家都有獎勵。要了解這份獎勵，我會給出一些背景，這實際上是來自我總是想讓你知道的深入理論研究。

希望大家理解瑞士定理。瑞士定理是種群生物學很重要的部分，指出在人類的正常反應範圍內，多吃巧克力與幸福的偏導數是正向相關的。巧克力讓你更快樂。一如既往，瑞士人把另一文明的重大貢獻據爲己有。巧克力文化其實是墨西哥的。

助教在分派巧克力。這是因爲小組的同質化可以提升小組的成功。小組要改善表現，必然是個人改善表現以提高小組的表現。

說到上周的台上表演，是有教學意義的：如果不能像孩子的玩，不可能有創造。大家都有巧克力？開心嗎？應該是說你更開心嗎？還有一些剩餘，下課時歡迎多拿一些。這籃子是象牙海岸墟市買的，做得真好。我不希望籃子不見了。

今天的講座看看空間如何影響群聚和地球的動植物分佈，要談論**島嶼生物地理學** island biogeography 和**集合種群** metapopulation。首先要求大家開始思考這世界是支離破碎；島嶼，山脈，湖泊，綠洲都是空間異質。世上很多地方是人類弄到支離破碎，大大影響影響和改變地球上的生命。是什麼決定片斷地區的生物多樣性？世界變得支離破碎，會發生什麼事情？

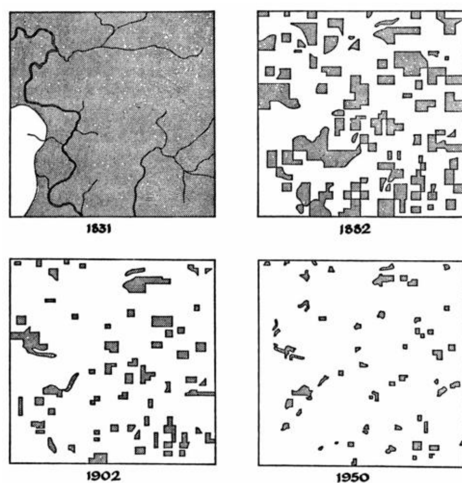


FIGURE 1. Reduction and fragmentation of the woodland in Cadiz Township, Wisconsin, 1831–1950. (After Curtis, 1956.)

這是美國威斯康星州 Cadiz 鄉，從 1831 年到 1950 年林地減少和片斷化的記錄。在沒有人類定居之前，這裡是一大片闊葉林。從 1882 年，1902 年和 1950 年的略圖可見森林逐步消失，只剩下森林小片斷散落在大地。雀鳥、嚙齒類動物、郊狼、鹿和其他一切生物要在這些片斷地區活下去。

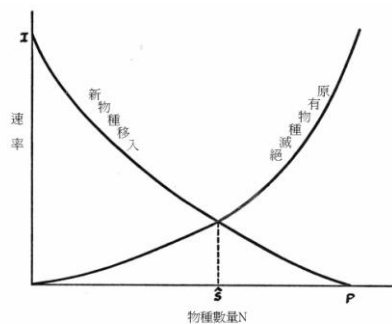


這是在本世紀初從太空俯覽威斯康星州。紅點是城市，點綴在綠色的農業用地；暗黑色地帶是散落的森林。農業用地以前全是森林。

面積與物種數量

群島和島嶼是自然生成的片斷地區。現在開始討論島嶼生物地理學。Robert MacArthur 和 Ed Wilson 把觀察數據繪出對數圖。單一小島是印度尼西亞的 Sunda 島。多個島嶼是加入菲律賓和新幾內亞。對數圖可見島嶼的面積越大，物種的數量越多。

MacArthur 和 Wilson 在提出生物地理學的概論之前，先利用笛卡爾的還原分析：「這系統有什麼基本特徵？最低限度要留意那些事物才可以從系統得出一些重要信息？」

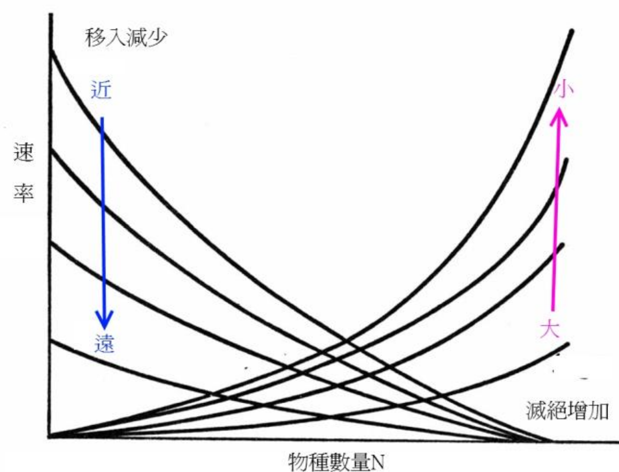


孤島的生物群均衡模型。兩線交加點是物種數量均衡點。

他們認爲，如假設沒有任何演化，而所有要考慮物種已經存活在大陸，只是遷移到這些島嶼，有一些後來在島嶼上滅絕。他們認爲在這種情況下，島上的物種數量會達致均衡：一些物種從大陸或是飛行，或是漂流，或是乘風來到島嶼，遷入率開始時相當高。如小島空無一物，每個移民都是新物種。但是，當島上的物種數目等於大陸的物種來源，遷入率必然下降到零。這只是物種數目，不是物種個體的數目。即使有一百頭飛鳥來客，但島上已有這物種，這不算新移民。

島上物種的數量在兩方面影響滅絕的速率。最簡單的是越多物種，其中一個物種滅絕的隨機概率就越高。另一方面，島上不同物種有相互作用，捕食，疾病和其他原因會導致有些物種滅絕，曲線因而向上彎曲，不只是線性，而是向上。這是他們對曲線的解釋。他們認爲曲線的相交點是均衡：進來的數目等於出去的數目，應該是在島上預期的數目。到目前爲止還不錯，這一切只不過是先驗理論。

遷入和滅絕



與主要來源地不同距離的多個大小島嶼的生物群均衡模型。
距離越遠，新物種移入速率降低。島嶼越大，原有物種滅絕減少。

什麼事物影響到遷入率和滅絕率？首先，他們認爲遷入率隨著島嶼與大陸的距離改變而改變。島嶼越接近大陸，遷入率越高。越遠離大陸，遷入率較低，僅僅是因爲路途遙遠，很難到達。

另一方面，他們認爲物種滅絕率隨著島嶼的空間而改變。大島有更多生物存活的空間，更多不同生態位，更多棲息地，更多不同東西可以生存。而且在小島上，生物的相互作用更爲密切，力度更大，難以擺脫捕食者，難以擺脫寄生蟲。可以想像如島嶼縮小，物種滅絕率上升。

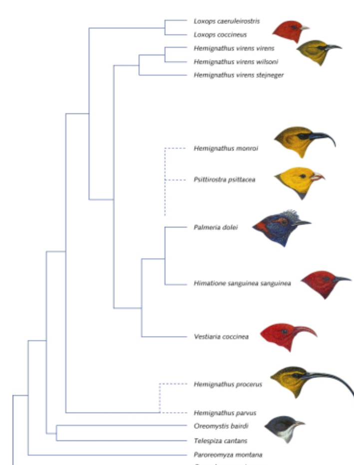
因此，他們預測表達島嶼與大陸距離的遠近和島嶼面積的大小的兩條曲線，交織成多個均衡點。千里達是接近大陸的大島，其生物多樣性接近鄰國委內瑞拉。孤立於大洋的復活島或夏威夷，遠離大陸，其生物多樣性應該是非常低。

這些概念爲什麼如此重要？從 1960 至 1990 年代，在很長時期這是唯一的指導思想，對這些過程沒有其他想法。在設計自然公園和自然保護區時，這是重要的指導思想。基本上這是說大公園比小公園好，因爲面積影響生物多樣性；在條件許可下，公園內最好設置動物走廊，讓生物來回走動。很多地方使用了這方法。

然而，總結一下，這是遷入和滅絕之間的均衡；假設生物有種群的來源，無關演化；島上沒有物種形成。這假說只關乎兩個要素：島嶼的面積，以及與內地的距離。滅絕是因爲面積，遷入是因爲距離。小島遠離大陸，有較低的物種多樣性，鄰近大陸的大島有較高的物種多樣性。這似乎是直覺的想法。

以下是一個分析框架，從中可以得出這些結論。然後我會把這理論轟得體無完膚，指出這理論是基於明顯不正確的假設。

Mark Williamson 指出以上的理論只是考慮物種的數目，不是個體的數量，沒有任何種群動態。同一物種，島上有十個或一千個，都只是以同樣方式計量。這似乎是有點無稽，因爲滅絕應該是關乎生物在那裡的數目。理論把所有物種放在一起考慮，只有一個全體遷入率和一個全體滅絕率。但遷入和滅絕的概率是不同的；不同鳥類、螞蟻、苔蘚、草履蟲、大象等等的遷入和滅絕的概率是不同的，必然在系統某些方面是有所不同。



島嶼生物地理理論有點像 Hardy - Weinberg 的均衡理論，沒有顧及歷史。自從一萬年前波利尼西亞人遷移到西太平洋群島，群島的鳥類有四份之一已經滅絕。要是在 Sunda 群島、關島、菲律賓或密克羅尼西亞調查島上的鳥類數量，這必然是非常誤導的結果，因爲島上的鳥類有四份之一已經滅絕。而剛才的數據正是從此而來，沒有顧及這滅絕效應。

理論沒有考慮物種形成和適應性輻射擴散。二千萬年前，一對中美洲 cardueline 鳥來到夏威夷，這是它們多個物種的後代。理

論沒有包含這回事。

理論假設遷入的概率不是取決於已經存在有多少物種。但一些物種的存在可能是另一些物種遷入或避開的先決條件。這些都是應該顧及的效應。實際上很難有實證決定生物是何時遷入。

無論在任何地方和任何季節觀鳥，一隻胸鶯飛過，是否要算數？胸鶯可能路過歇息，吃一些昆蟲點心，再飛往別處。這不應算爲遷入。計算遷入物種，必須真正調查在島上繁殖的物種，這不是那麼容易。

理論假設系統會處於均衡。但即使到了均衡點，又從何得知？沒有明確的預測可以知道，可能要等待十代，百代，一千代。還有小傢伙的代間時間是快於大塊頭這些問題。這使得問題相當複雜。如處於均衡狀態，即是假設每有新物種遷入，一些現有物種會滅絕。這似乎有點不切實際。理論中的遷入和滅絕非常緊密耦合，但真正的關係是頗爲疲弱。

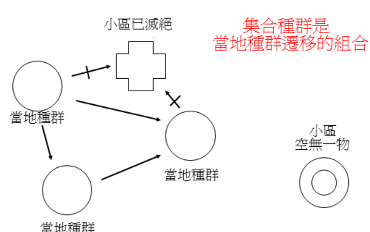
理論的部份重要假設是成立的：物種交替導致遷入與滅絕之間均衡。這已在小島經過實驗測試。但觀察所見的交替往往是有因果關係的物種，而不是既定種群繁殖的物種；理論也沒有說明這些類別有什麼比例。因此，如目標是追求真相，這理論是失敗的。

如目標是要努力探索大自然以發現真相，這理論是偉大的成功，研究要有暫定假設，而長期以來這是唯一的暫定假設。成功的準則是這啓發和刺激多少研究。稍後會提到有許多研究是因此而來，很快被證僞和被較好的理論取而代之。

科學的道路鋪滿已死理論的屍體。理論有時含有自我毀滅的種子，刺激人們思考和努力測試。島嶼生物地理學就是這樣一回事。MacArthur 是有創意的酒神，Mark Williamson 是客觀批評的太陽神。喜歡研究「兩分法」，可閱讀尼采的《悲劇的誕生 *The Birth of Tragedy*》，他當時是二十三歲的博士生，他後來變瘋了。

集合種群

這是島嶼生物地理學的宇宙觀。以下討論**集合種群** metapopulation，是看待物種和種群的空間動態的另一方法。集合種群是由移動連結的多個當地種群。一如島嶼生物地理學，集合種群的動力也是滅絕和重新遷入或移民。



基本概念框架是這樣的。當地種群繁殖，過多的生物因爲過份擁擠要遷離找尋生存空間，有空檔就會據爲己有。

有時由於某種原因，當地某嵌块 patch（小片地區）的種群滅絕。在地景中大量取樣有條件讓生物存活的嵌块，每個嵌块是一個種群，會發現一些生機勃勃，一些空無一物；空無一物可能是物種滅絕，或是從來沒有生物遷入。

如果建立簡單的集合種群模型，可以得出一些非常重要，直接的信息。其中之一是這個：即使每一個當地種群很可能滅絕，集合種群可以在滅絕和殖民之間的均衡生存下來。種群意識到可能在當地滅絕，就會另起爐灶，另找新地方。若是種群可以另起爐灶，就可以一直活下去，儘管留下了一長串的物種滅絕。

地景很重要，非常有吸引力，吸引人們研讀景觀生態學，吸引人們從太空拍攝照片，吸引人們研讀地理信息系統，形成整個新的分析領域。因此，影響和殖民的地景特點，對地區的持久性是非常重要。

只是研究康涅狄格州池塘的水蚤，可能發現水蚤可能走向滅亡，但放眼一看，康涅狄格州有十萬個池塘，實際上水蚤在康涅狄格州是活得很好。如果你懷疑，建議取一杯池塘水—不是城市用水，城市用水的有太多的氯—放在宿舍天台。半年之後，會發現輪蟲，藻類和橈足類從空氣落入水中；這些傢伙一直在空中飛翔。有點兒不可思議，但確實如此。

另一條訊息是殖民和滅絕之間有一個集合種群可以存在的比例。是否有利用分析可以確定的閾值，解析康涅狄格州水蚤有多少波動才可以長期維持一個集合種群？是的，有模型可以給出殖民和滅絕之間比例的閾值。一個簡單的數字，指出有那些比率是要擔心的。

可以利用有住客的嵌块和嵌块大小的比例來解釋。如果關心種群生存能力的分析，如果關心保育和對生物多樣性的威脅，這是可以實際計量以估計比例，比例可以說明物種能否堅持，可以構造參數，可以提出有一些相當令人印象深刻的邏輯來支持你的論點。



一些個人見解。有空置嵌块是完全正常的。我的瑞士老鄉非常擔心步甲蟲。家鄉的森林以前還有一些蟾蜍和蠑螈，現在只剩下少許步甲蟲。當地人很失望池塘已經沒有蠑螈和類似的生物。但退一步看看，只是一百公里之外的的地景就可以令人放心，因爲當地生物往往在滅絕後被重新殖民。

確實要退後幾步，以相當大的空間尺度和相當長的時間刻度來觀察，然後才可以看出總趨勢。這要有大量數據收集，但導致更爲現實的預測。所以要看地區和地景，而不是當地種群。但是很難衡量遷移率，很難看得到。蠑螈遷移可能在雨夜，凌晨兩點鐘左右，又怎可以跟踪？因此，這是很難衡量。

是否有證據表明大自然是這樣組織的？種群數量明顯受遷移影響：有「**源** source」和「**匯** sink」的效應。把種群四周包圍，如種群是「源」，數量會增加；如種群是「匯」，種群會消失。「源」一般是輸出移民，「匯」是移民遷入，一向由「源」的輸出補充。這可以用實驗證明。

種群密度受嵌块面積和隔離的影響。大型嵌块往往有稍高密度，而遙遠的嵌块往往有較低的密度。如果這真是集合種群，種群密度應會上下波動。如種群是緊緊地聯繫在一起，又有大量移

民，可以視之爲一個大種群。如果這真是集合種群，有些事物活得很好，有些事物瀕臨絕種，即是事物同時有加有減，這是觀察經常見到的錯亂步伐。

是否有種群交換？當地種群是否先滅絕，然後有「源」的殖民補充？至少有一個案例觀察到有這樣的情況。研究人員從英國池塘底部取出土壤樣本，發現在很長時間蝸牛曾經消失後又再回來，反反覆覆多次。

優秀的博物學家知道研究的野獸喜歡住在何處，但往往見到合適的棲息地空空如也。但是植物種群和蝴蝶的集合種群始終能夠堅持，儘管有多處當地滅絕。芬蘭有蝴蝶種群，普羅旺斯的百里香種群是例子。

集合種群滅絕的風險取決於嵌块的規模。嵌块太小，生物絕種的機會較大。這方面的證據是相當扎實。殖民率取決於嵌块的孤立程度，對大多數物種而言，這是正確的。

如果可以坐飛機在海拔 35,000 英尺的上空遨遊，又可以放出浮游生物網，捕撈平流層的浮游生物在，會發現平流層有許多蜘蛛幼體和蕨類孢子。也可以在南極上空做同樣的實驗，會發現蜘蛛幼體在攝氏零下七十度的上空漂流，仍然活著。蕨類孢子也是一樣。這些都是例外。

物種遷入率取決於嵌块的孤立程度，對大象，犀牛，熊和類似的東西，這是極爲重要。擴散能力和體型大小之間有漸變的關連。小型的孤立嵌块很可能是空無一物。相連的一區很可能滿是生物。這方面有大量證據，也有簡單的預測模型。集合種群中可能有逃亡競爭者。

逃犯競爭者進入當地的均衡種群，就會被其他物種欺負。但是，如對手更善於競爭，逃犯競爭者更善於擴散，就可以先人一步跳出來。Finish 群島的水蚤有很好的調查。以下的蟎案例說明一種獵物物種可能在當地種群中趨於滅絕，但可以在集合種群中與捕食者共存。

要點是從當地種群均衡的角度提升到集合種群的角度來看，空間分佈的複雜性容許更多東西彼此共存。無論是競爭理論或捕食理論，這論點都是成立的。

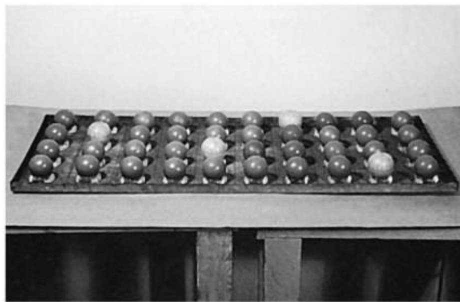


這是芬蘭群島，經常在海上升起，因爲那裡的冰川升升降降。更新世後，冰川融化。以前被壓抑的大陸地殼反彈和升起。因此，這些島嶼持續升上水面。很可愛的童話景觀，充滿著各種有趣的生物，例如六英尺長的水蛇，有很多鳥類和其他東西。

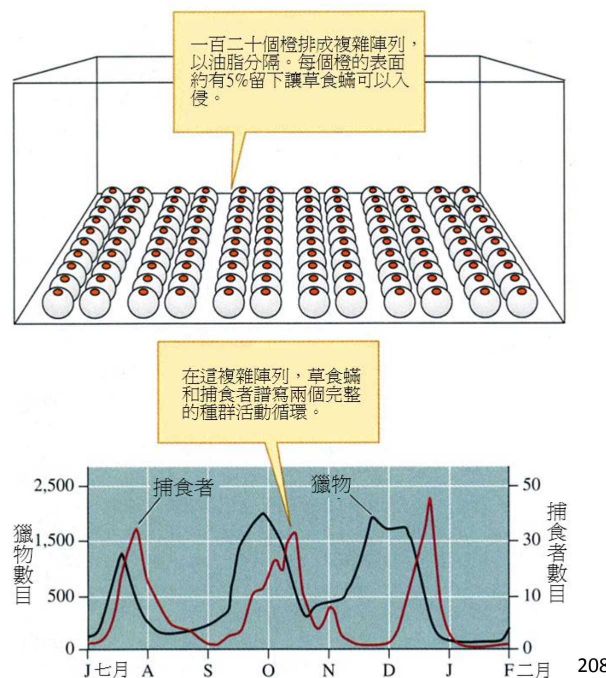
島嶼之間有小面積的淡水水體，被波羅的海包圍；這些水體不是真正的海水，只是微鹹。水蚤不能生活在海水，鹽度過高。水蚤在這些島嶼之間走動，一個小島可能有十多個淡水水池。水蚤利用水鳥雙腳搬動休眠卵。至少有兩個水蚤物種生活在芬蘭群島，一個有競爭優勢，另一個

擴散能力較高。兩種水蚤共同存在，因爲互有長短。有了這樣的權衡取捨，就可以生成一個持續的集合種群。

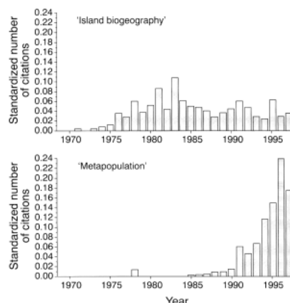
另一案例是 Carl Huffaker 在 1958 年溫室中進行的多項蟎實驗。他想出絕妙主意，設計一個模型系統以探討空間結構如何影響捕食者／獵物的相互作用。有一種草食性的蟎，喜歡吃橙；另一種是個捕食蟎，以吃草蟎爲食物。



Huffaker 用橙子和台球建立了一個生態系統模型。草食蟎當然不能吃台球，只吃橙。Huffaker 利用油脂把橙子分隔，改變了物種遷入率。這個可以放在廚櫃的模型，實際上是完整的生態系統空間，科學家可以擺弄不同的參數。Huffaker 發現，空間結構可以維持捕食者和獵物的持續性；如局限在單一個橙子，捕食者和獵物都會滅絕；首先是獵物滅絕，之後是捕食者。



[208]



比較這兩種看世界的方式，看看科學網上每年的出版物數量，可以看到（上半圖）島嶼生物地理學的興趣在 1980 年代中期達到頂峰，然後下滑；不是去到零，而是下滑。自 1985 年以來，（下半圖）對集合種群的興趣是爆炸性崛起。

這有兩個原因。其一是地景確實是支離破碎，所以集合種群理論

[208] 譯註：Huffaker 的生態系統模型是一系列實驗，有些橙和台球混合，有些只是橙子。選譯圖片有較多數據。http://sky.scnu.edu.cn/life/class/ecology/image/14/14-20.jpg

已成爲保育生物學的組織性概念，人們試圖在地景尺度維持生物多樣性。這見諸我們周邊的一切。

研究和操控集合種群比操控群島容易。有很多先行者在做實驗，例如剛才提到的 Carl Huffaker。他走在理論之前，是走在時代之前的先知。

生態與傳染病

有一個流行病學的比喻很有說服力。生態與傳染病是有連繫的。

宿主等同當地斑块小區。病原體有宿主體內有種群。什麼會導致滅絕？要麼是殺死了宿主，或者宿主開發了免疫反應。兩個原因都可以導致病原體滅絕。

疾病傳播率等同物種遷入率。這是大城市爆發麻疹的案例。上週五已提到，很抱歉要再提一次。這是很重要的例子，希望日後各位會記起。大城市爆發麻疹，等同龐大的集合種群，沒有任何免疫防禦的年青宿主不斷加入。敏感小寶寶很容易受感染。在島嶼可算是小型的集合種群。看看福克蘭群島和其他島嶼，只有很少宿主。麻疹或任何其他傳染病如果到了這樣的小島，會導致消毒性的免疫反應，令島上每個人都免疫，要等待有足夠的新生兒疾病才可以維持下去。滅絕就是如此反覆發生。

1921 至 1940 年間，城市和島嶼的麻疹病發記錄

城市	人口	一年內有一個月沒有病例的年數
紐約	七百五十萬	沒有
芝加哥	三百四十萬	沒有
賓夕凡利亞	一百九十萬	沒有
底特律	一百六十萬	沒有
島嶼		沒有病例的月份數目比例
菲濟	三十五萬	36%
冰島	十六萬	39%
東加	五十七萬	88%
聖赫倫那	五千	96%
福克蘭	二千	100%

左表是 1921 至 1940 年期間大城市和島嶼的麻疹發病率。這是在發明麻疹疫苗之前，麻疹發病是自然過程。大城市每個月都有麻疹病例。

麻疹病例數目從人口多到人口少的島嶼逐漸減少。福克蘭群島十九年幾乎沒有麻疹病例，島民大概很擔心到來的船舶可能帶來病人。



這四張圖片是痲疹病人、病原體、大城市和福克蘭群島。可見大城市的密度是疾病傳播的途徑。

疾病往往在小島上走向滅亡，宿主種群會失去後天和先天的抗疫力。如多年後疾病重新遷入，疫情真的是災難性。1492 至 16 世紀後期，在多米尼加共和國和海地之間的 Hispaniola，因爲痲疹和其他疾病，人口從約五十萬劇減至三百。

西班牙遠征軍在 Veracruz 登陸，向墨西哥城進發，先頭部隊是疫症。墨西哥的阿茲特克軍隊被疾病痛擊一敗塗地。但這不是唯一解釋。阿茲特克人吃掉俘虜的心臟，不受人民和俘虜愛戴。

只有九百人的西班牙遠征軍打敗了阿茲特克的軍隊，因爲有二十萬當地人民也想推翻他們。征服墨西哥是這兩個因素。在城市中，病原體種群入侵無人的棲息地，才有機會活下來。這是集合種群和流行病學的救援效果。病原體得到救援，因爲有新生兒；他們還沒有後天免疫反應，還沒有建立應付特定病原體的細胞群。城市中有足夠的新生兒，疾病的遷入率，傳播率和佔據地盤的數量得以維持，讓種群可以活下去。

講座的要點是地理對生態是十分重要，科學家相當努力建立分析系統來解釋研究。世界大部份是支離破碎。隨著拖網漁船不斷深入又深入，即使深海平原也變得支離破碎。在北太平洋採礦，拿起小塊的鉬和類的東西，就是在繼續破壞整個地球。

生物在碎塊小區之間走動，創造了整個地景的動態。當地物種滅絕和物種重新遷入可能是完全正常的事情，要有足夠大的空間，足夠長的時間，才可以建立集合種群動態。

最後要想強調的是，疾病傳播和流行病學可以視爲集合種群動態，可以視爲一個模型系統以測試集合種群假說。這似乎行之有效。下一講談論通過生態系統的能量和物質。

建議閱讀：

《哥倫布交流，物種交流與滅絕，生物多樣性》

〈最後的美洲人：環境敗壞和文明終結〉

第三十講：生態系統的能量和物質

這一講談論不同類型的生態環境，談到在生態系統流動的能量和物質。一直以來，講課是大多是關於生物之間和與其他物種的生物的相互作用；生理生態學是關於環境的物理和化學問題。這一講要看看通過生態系統和生物群的能量和材料；在世界整體層面，這是由物理和化學驅動的範式。

生態系統和群聚生態是有區別的，有一些頗為輕鬆，有一些卻是認真的。

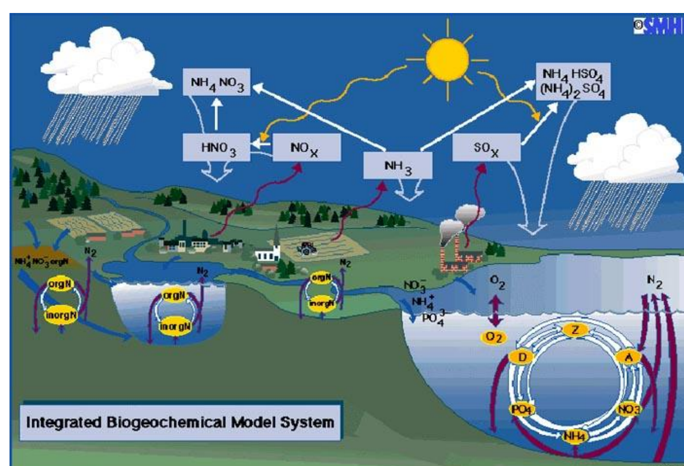
生態系統和群聚生態是的區別		
	生態系統	群聚生態
焦點	物質和能量的流動	物種之間的相互作用
範式	熱力學	競爭–捕食–歷史
計量	物理、化學、地質	生物
拉丁術語	沒有	有
組块	生態系統分室	物種豐度
關連到	生物圈	種群動態

生態系統學 ecosystem ecology 關注的是物質和能量的流動，而**群聚生態學** community ecology 關注物種之間的相互作用。生態系統學的熱力學範式是關乎質量平衡方程，第二定律，熵增加之類的東西。群聚生態學的範式主要是競爭，捕食和歷史，以及空間。

科學家以不同準則把現實世界劃分為可以處理的規模。生態系統生態學關注在生態系統分室，以及在此走動的生物；群聚生態學關注物種豐度以及這如何在時間和空間有變化。

生態系統學主要關連到生物圈，研究更大、更複雜的東西，往大方向看；群聚生態學向下看，研究群聚互動如何驅動個別物種的種群動態。生物和地質是有一定關連，彼此強烈影響。

學術分科會自我演化，發展出不同範式和不同語言來處理問題，分科之間往往保持隔離，不幸的是有時相互詆毀，雖然雙方都是分析這世界的有效方法，只是回答不同的問題。



[209]

209 http://www.chemgapedia.de/vsengine/media/vsc/en/ch/16/uc/images/biogeocycle.jpg

這一講以描述層次來介紹通過生態系統的能量流，物質循環和**生物地球化學循環** biogeochemical cycle。對這方面有興趣，就要認真研究地質學。Ruth Blake 是地質學的生物地球化學循環專家。生態學這部份對全球變暖有極重要的影響，這是由單細胞生物驅動，不管是藻類或細菌，都是生命和地質之間的換能器。

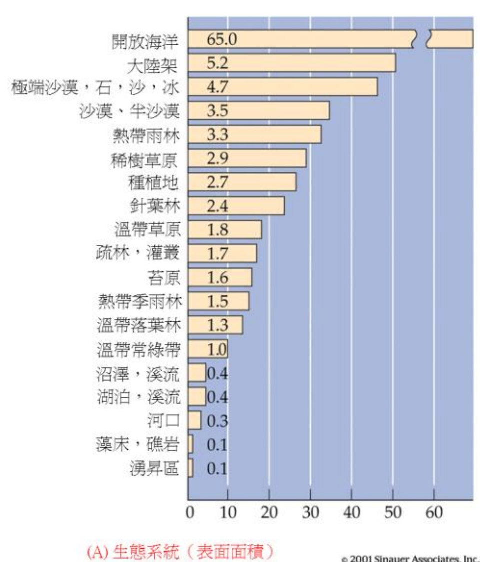
生態系統

生態系統是什麼？視乎研究的主事人，生態系統是以很多不同方式運作的抽象術語。總體來說，生態系統是某一地點的生物以及它們互動的物理和化學環境。

這往往是生物群聚的一些地方例子，可以是當地一大片苔原，當地一塊雨林，一個池塘；或是祕魯離岸的上湧水域，高山森林，可以是很多不同的事物。

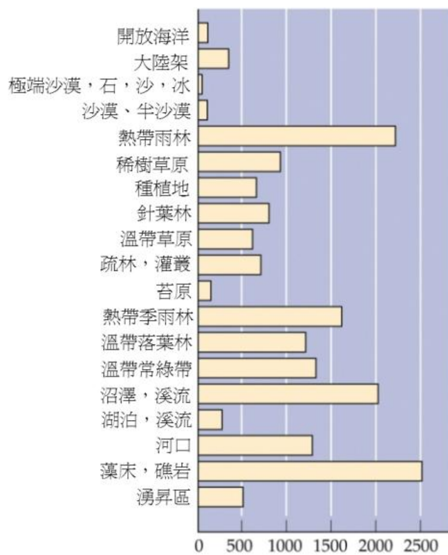
要研究能量如何流動，至少就地球上那些由植物初級生產力驅動的事物而言，萬物始於**光合作用** photosynthesis；陸地生態系統的年產量通常取決於溫度和水分。

這樣的描述排除了水中的所有化學合成活動；這些活動發生在大洋中又深又黑的海水，發生在生物圈地下五至十公里的細菌活躍地帶。實際上，遍佈地下生態環境的生命，是地球的生物地球化學的重要部分。這一講不包括在內。



(A) 生態系統（表面面積）

不要以爲開放海洋，大陸架，沙漠和熱帶雨林是地球的主要生物群聚，這只是表面面積。

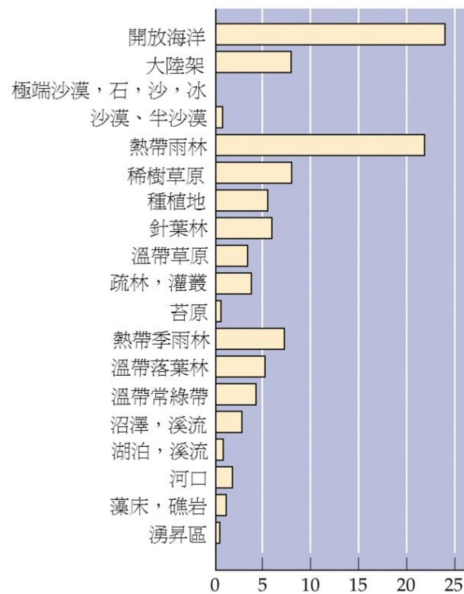


(B) 生態系統（每年每平方米初級生產力）

看看每平方米的淨初級生產力，會得到完全不同的看法。看看開放海洋是如何糟糕。開放海洋是生產力沙漠。爲何開放海洋是生產力沙漠？不完全因爲沒有淡水。生態系統要有生產力，要有浮游動物。浮游動物的營養來自風化或海水上湧。

海洋實際上有大量化肥，在三至五英里的深度。海洋頂部是溫暖的，底部是冰冷，把中間的水體封鎖；冷水沒有辦法上升，除非有科氏 Coriolis force 或風或類似的力量。因此開放海洋是生產力沙漠。

以每平方米計，熱帶雨林有極高生產力。一般而言，森林是十分高效。沼澤和溪流是非常高效。藻床和礁岩最具生產力。博物學家要尋找爬行怪怪，捕捉青蛙，找聖誕禮物，應該去這些地方。要觀察大量的生物多樣性，這些是好地方。



(C) 生態系統（每年初級生產力淨額佔總額百份比）

另一個角度是看看全球的初級生產。開放海洋再次領先，因爲海洋佔了極大部份的面積。從太空觀看地球，可以見到全部七大洲剛好可以放入太平洋，太平洋大於各大洲的總和。太平洋大部份是開闊的海洋，有最低的初級生產力。但面積夠大，對全球的生產力還是有可觀的貢獻。

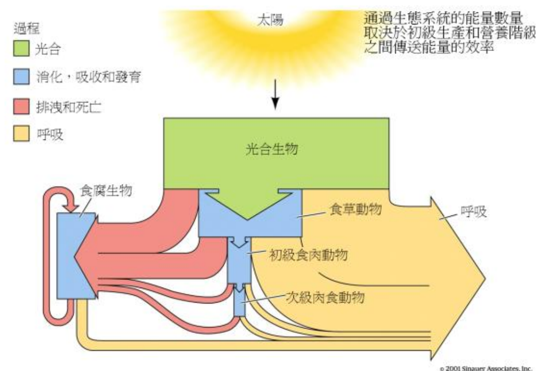
熱帶雨林也是夠大，即使只佔地球 31/2 或 4%的面積，雨林的初級生產力極高，貢獻也不少。其他分類雖然也有生產，但佔據的面積不多，貢獻有限。

這是地球上能量流動的總體看法，至少是光合作用驅動那部分。太陽發出能量。進入地球的陽光實際上有多少是被生命捕獲？植物捕捉光子有什麼效率？我不知道確切數字，大概是 0.1%至 1%。

即使有三十五億年的演化歷史，地球捕捉陽光還是非常低效。Freeman Dyson 定義不同類型的文明。其中一個文明階段是可以把一個球體包圍整個太陽系，捕獲所有來自太陽的光子以運行整個文明。地球只是太陽面上的一個小點，只捕獲 0.1 至 1%的光子。這不是一個大數目。

視頻：[Freeman Dyson 談論：在太陽系外圍找尋生命（中文字幕）]()

參考閱讀：[戴森殼 Dyson shell]()

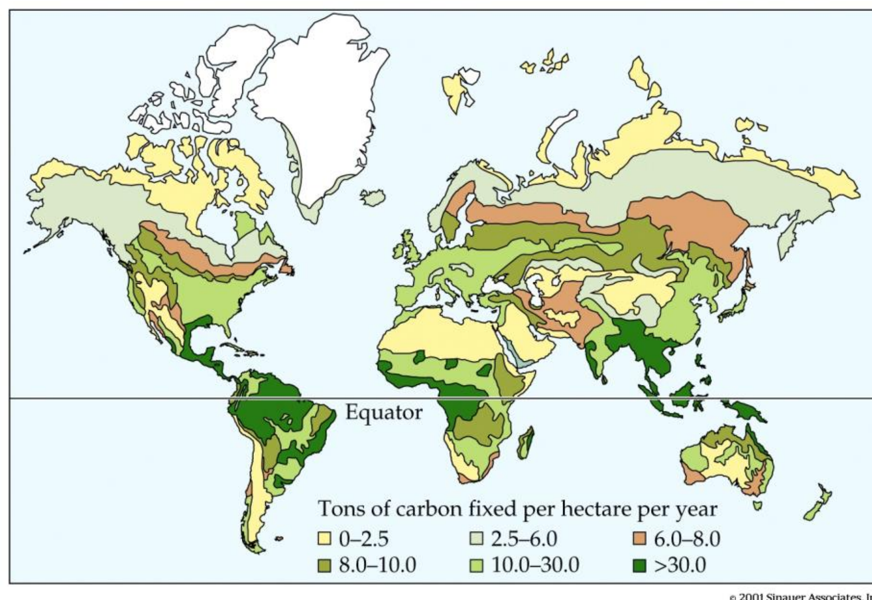


光合生物主要是藻類，所有其他較大的樹木植物都捕捉陽光。然後，食草動物吃植物。初級食肉動物吃草食動物。次級肉食動物吃初級肉食動物。紅色箭頭指向食腐性（屑食性）動物。紅色箭頭的內容就是排洩物和屍體。紅色箭頭蠻大的。



想一想，若是非洲沒有糞甲蟲，會是怎麼樣？特別是在 Serengeti 或任何大型的國家公園，要穿上涉水褲。一堆大象糞便就有這麼多。深深感激糞甲蟲和真菌。

我們每天消耗能量。視乎有否參加隊際運動，我們每天消耗 3500 和 5000 卡路里的能量。



從太空俯覽看到什麼？上圖的顏色標記是「每年每公頃的固碳作用（以噸計）」。綠色很多，黃色有一點。可見森林是非常重要。越接近赤道，有更多雨水，森林固碳更有效。

這是世界的地面部分。珊瑚礁也以不同時間尺度固碳。熱帶森林雖然固碳不少，但實際上並不淨化大氣中的二氧化碳，至少不會還原至均衡狀態。因為樹木也在呼吸，死後釋放大量的碳。

只有在森林成長時，才有固碳的好處；之後是均衡狀態，樹木倒下，樹木腐爛，釋放的碳回到大氣中。

種植很多樹木可以暫時解決固定很多的碳，但長遠來看，這不是穩定的解決方案，因爲樹木被燒毀，或是食腐生物代謝，把碳釋放，重回系統。

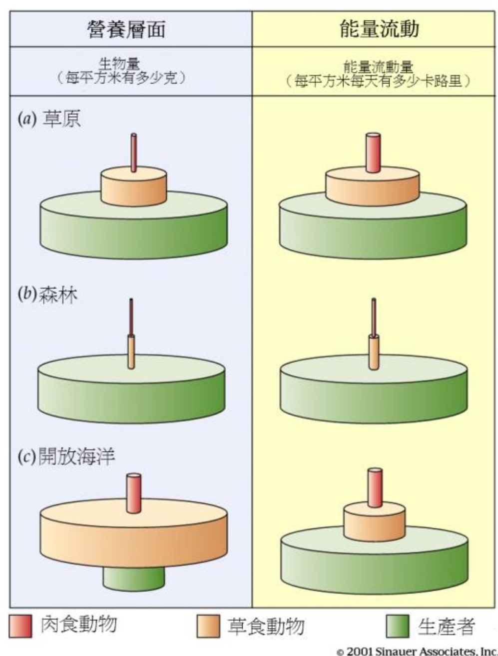
珊瑚礁固碳，形成灰岩；灰岩維持很長一段時間。如珊瑚礁因爲板塊碰撞而撞上了大陸，灰岩形成大理石。大理石採石場是三百萬至五百萬年前的固碳。灰岩固碳比樹木固碳更爲穩定，可以維持更長的時期。

不同種類的森林有一些重要的區別，成長情況也不同；這主要取決於是否落葉喬木或針葉樹。針葉林比落葉林每年固碳更多，因爲針葉林不斷成長，而落葉樹掉葉子。

	櫸樹	**挪威雲杉**
樹齡	一百年	八十九年
高度	27 公尺	25.6 公尺
樹葉形狀	闊葉	針葉
每年樹葉產量	較高	較低
枯乾樹葉每單位的光合能力	較高	較低
生長季節	176 日	280 日
初級生產力（碳以噸計）（公頃$^{-1}$／年$^{-1}$）	8.6	14.9

針葉樹（雲杉）的初級生產力，以每年每公頃的固碳噸位計算，大約是半落葉林的倍半。這是值得注意的大規模生物差異。有一些差異可以忽略，但這是很大的差異。

這是生態系統生態學過濾其他生物學細節的例子。生態系統生態學要追踪的是影響能量和材料流量的事物，可能會忽略其他，因爲生命本身是夠複雜的了。



看看世界各地的草原，森林和開闊海洋，會看到一個食物金字塔。綠色是生產者，黃色是草食動物，紅色是肉食動物。只是看生物量，會看到草原有幾頭猛獸，數量不多；有更多的放牧動物在公地生活，數量較多；最多的是植物。森林是大同小異。

開放海洋很不一樣。有少量的大型食肉動物，例如金槍魚、鯊魚和鯨魚等等。有大量的食草動物，植物（藻類）的生物量不是很多。

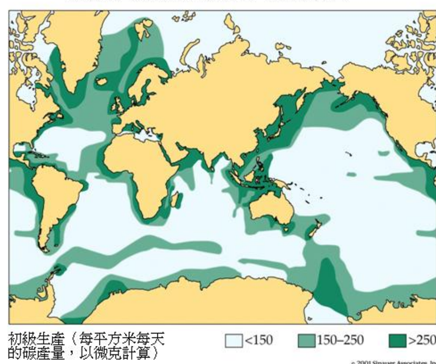
草原和森林的能量流動量（右圖），與現存生物量（左圖）非常相近。能量流動量是每天／每平方米每天有多少卡路里的能量流過。但開放海洋有異常，能量流通圖是正常的食物金字塔模樣。草原和單細胞藻類有什麼區別？

以特定意義來說，藻類更爲有效。海藻繁殖率快很多。單細胞藻類每天可以有一代至兩代；在溫暖的河口，每天甚至可能有三代。夠運的話，草類一季可能有兩三代。

所以效率可能有一百倍的差異。而吃掉這些東西的捕食者有非常長的壽命。藻類像瘋了的成長繁殖，海洋的所有濾食性魚類像瘋了的吃掉藻類。

磷蝦，橈足類和一切捕食藻類的生物都是放牧者，讓藻類保持在較低水平。海洋的生物量遠遠在海洋的承載能力之下，任何時期生物以指數速度增長，蓬勃生長發育，用不了很多現存生物量就能夠維持更多的生物量，因爲這些生物發育和繁殖是如此之快。所以開放海洋的左右兩圖有這個戲劇性的轉變。

這是世界生態系統的整體描述。現在看看物質的週期。生態系統的主要分室是海洋，淡水，土地和大氣層，彼此之間時刻在交換材料。



討論科氏力時已經提到上湧模式：營養豐富的水體湧上水面；這是海洋中有最多初級生產的分室。例如秘魯海岸有以百萬計的海鳥捕食以百萬計的鳳尾魚和沙丁魚，這些魚吃掉以億計的蝦，蝦吃掉無數上湧而來的藻類。



寒冷的 Humboldt 海流（秘魯寒流）在南美洲尾端沿岸從南向北，然後離岸向西前往加拉帕戈斯；海流是朝著赤道方向，赤道的角速度大於南美洲南部。水體隨著地球的自轉，因而留下有空間。因爲南美洲大陸在右邊，沒有表層水體可以填補，唯一的補充水源是從底部湧出，爲南美洲西岸海域帶來肥力。這海域是世上最具生產力的海洋生態系統，也是最大的上湧系統，維持著世上最大的漁場。

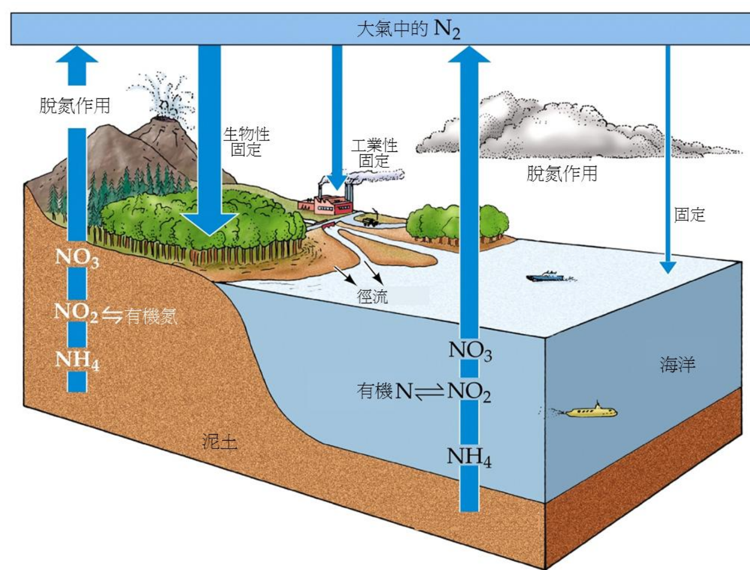
億萬年來，海鳥在近海島嶼上築巢，以擺脫在大陸產卵的天敵。這些海鳥在智利群島上留下大量鳥糞。第一次世界戰爭之前，這是有國際意義的東西，因爲氮是製造武器的關鍵材料。

美國俄克拉何馬城爆炸事件，Timothy McVeigh 只是把氮肥與柴油混合，放在卡車，炸毀了大樓。氮有許多能量；硝酸鹽是強力的東西。海島上的鳥糞以前是全球的氮供應地，遍布全球其他許多上湧地區也是。第一次世界大戰前，Haber 和 Bosch 想出以高溫和壓力去固定大氣中的，製造氨和尿素。1916 至 1918 年期間，德國是靠這方法製造武器參戰。

提出這生動例子，是要說明材料在不同分室和生態系統流動，實際上已影響人類文明的世界史。這案例只不過是海鳥從海洋取出氮，大量放在陸地。

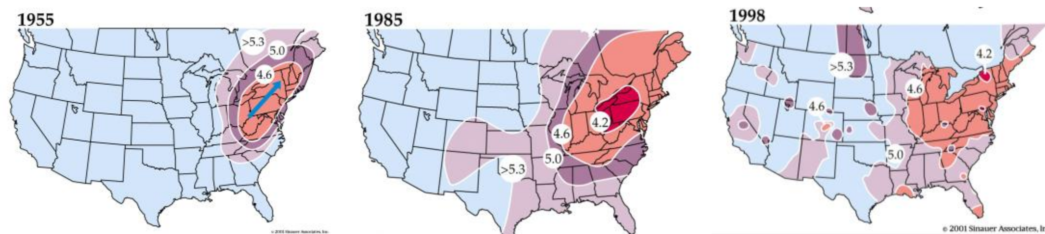
每年全球生產氮肥約一百萬噸，約爲全球工業能量的 1%，養活了全球人口 40%。這些過程實際上是現代和後現代文明的子結構一部分，從中可見生態系統的服務是什麼一回事。在 Haber-Bosch 程序之前，只有生物可以從大氣中固定氮素，可說是生態系統功能規模的一項估計。

氮週期



幾乎所有地球表層的氮都是不能生物手段取得。氮的 N_2 分子極難有反應，主要是經細菌，藍藻和閃電被轉換爲可取用的生物事物。如剛有閃電風暴走過，收集有閃電和沒有閃電的雨水；閃電雨水帶有稀薄的氮肥。這空中氮肥覆蓋頗大的面積。

更重要的是細菌和藍藻可以把氮轉換成硝酸鹽。這主要是在土壤中轉換。這是生物性固定 biological fixation，在土壤中分解，處理，脫氮，再成爲氮氣。工業性固定 industrial fixation 是利用 Bosch-Haber 程序。陸地的氮流入大海，爲海洋施肥。



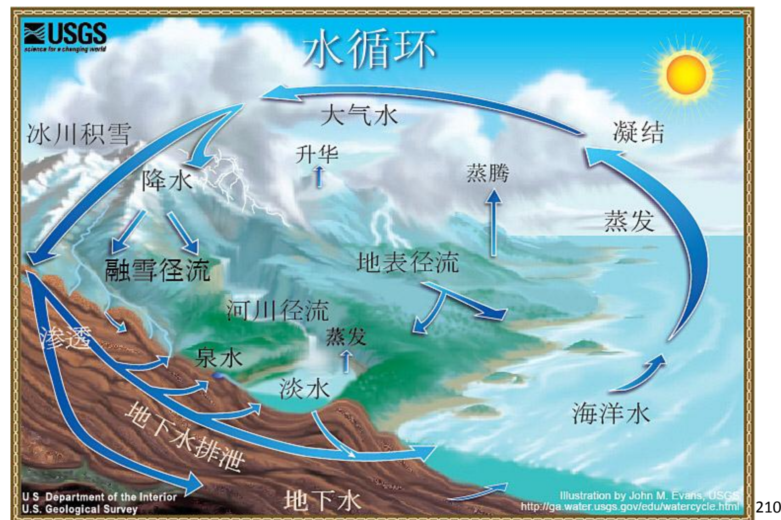
硝酸鹽和硫酸鹽影響人類和陸地生態系統，最重要的影響是酸雨。在美國，人類的工業和汽車等最初集中在芝加哥到賓夕法尼亞州的區域（1955 年地圖）。因爲 Hadley 胞和噴氣流的原因，空氣從西到東流動，橫跨大陸。加拿大湖泊和美國東北部都錄得這些廢氣。

1955 年，這地區淡水水體的 pH 值已下降到 4.6，開始變酸。這對底部是花崗岩的湖泊，影響大於底部是石灰岩的湖泊。石灰岩是碱性，在水中放出大量碳酸鹽，中和酸性。酸雨是大問題，事實上一些湖泊的魚類種群已消失。美國各地現在有改善空氣質量的監控，在很多地方問題已經改善。

但酸雨仍然是嚴重問題，也造成國際局勢緊張，因爲加拿大東部越來越受到美國的工業和汽車尾氣排放所影響。地球上材料的流動不受限於人爲的國家邊界。

歐洲的情況更糟糕。德國的工業生產把大量酸性物質放進大氣，傾倒在斯堪的納維亞半島。半島的玄武岩盾沒有任何石灰岩可以中和酸性。歐盟談論最多的是如何平衡這些代價。加拿大要承受美國的外部效應，斯堪的納維亞半島要承受德國的外部效應；這些衝突需要解決。

水文循環



[210]

水文循環也是至關重要，因爲種植植物不能沒有水，人類成長也不能沒有水。人口已上升超過六十億，地球的淡水變得非常，非常稀缺。美國的問題極爲嚴峻。亞利桑那州一直叫嚷要從加州多拿一些水源，加州拒絕；洛杉磯要哥倫比亞河改道；俄勒岡州要起義等等。

這和中東和北非相比，只是小巫見大巫。水源爭奪戰是當地各國衝突的基本原因。土耳其在幼發拉底河和底格里斯河建造水壩，影響伊拉克和敘利亞。以色列和巴勒斯坦的衝突，有其文化，宗教和其他方面的原因，也是關乎水源。

因此，水循環確實很重要。略提一些要點。地球不缺水，只是水體大部分在海洋。海水蒸發，海洋越是溫暖，蒸發越多。

厄爾尼諾效應。暖流從西太平洋流向東太平洋，海洋的蒸發增加，大氣層含水量增加，雨量增加。從南美洲東岸到亞利桑那州，一直至康涅狄格州。



海洋是蒸發的非常重要來源，淡水湖泊的蒸發也是重要，水份蒸發，循環通過河流和海洋，進出總量基本上長期保持均衡；只要南極的西方冰蓋不倒塌，格陵蘭冰原不融化，海洋的水平會保持大致相同。

南極有兩塊大的冰蓋是擱在海底：Ross 冰架面積有法國的大小，南極另一邊的 Ronne 冰架少不了多少。如果這兩個融化，海洋上升約十米，大約三十英尺。[211]

[210] http://ga.water.usgs.gov/edu/graphics/watercyclechinesehigh.jpg
[211] http://en.wikipedia.org/wiki/File:Antarctica_Map.png



森林的蒸散是非常有趣的事情。先說一個小故事，再談亞馬遜。地中海地區的乳業曾經頗爲興盛，人們飼養綿羊和山羊。山羊從地景中清除叢林和青草的功夫令人難以置信有效率，基本上把地中海的周邊變成沙漠。這大概是二千至五千年前的舊事。

希臘和羅馬的文獻屢屢記述在北非如利比亞、突尼斯和阿爾及利亞這些地方穀物茂盛，希臘有野外森林棲息地。今天來到這些地方，或許不像圖片那樣荒涼，但肯定不是闊葉林或叢林區域。山羊影響之大難以置信。爲何有這樣的事情？



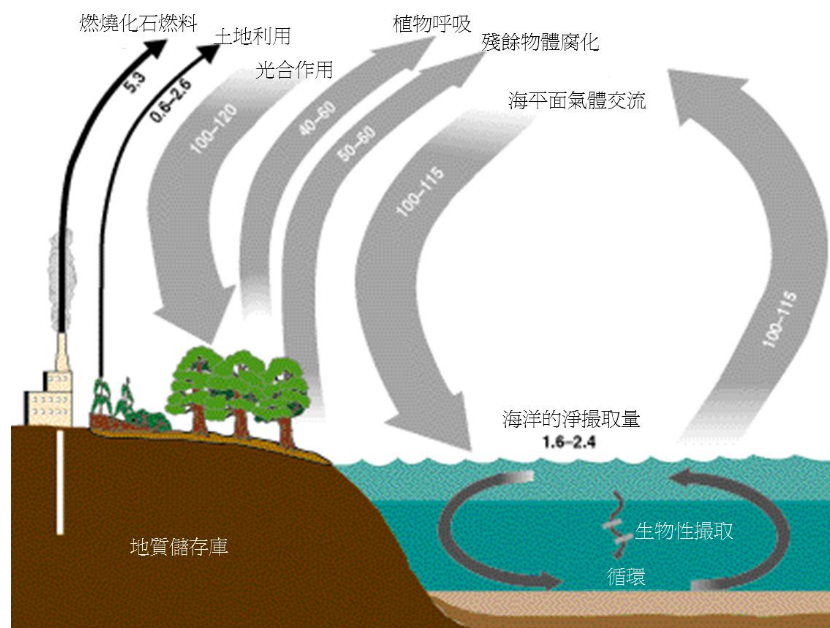
看看亞馬遜雨林的情況，可以了解地中海周邊發生了什麼一回事。亞馬遜樹木蒸騰，每天從土壤抽取大量水份，蒸發到大氣。

在亞馬遜河流域，通常晝在中午或下午二時左右，漫天雲層，這是當天蒸發的水分，還有來自大西洋的，被西風吹向安第斯山脈，形成雲端。因爲這樣的蒸騰，來自南大西洋的水分子，在到達安第斯山脈前已經歷四次循環，四次降雨。森林用水非常有效率。

這是正反饋循環，森林維護森林的存在。砍掉森林，降雨量減少，植物總生長減少，加速把森林轉化爲疏林草原。所以這過程是極端情況。

有足夠資水份從南大西洋來到亞馬遜。Hadley 胞在赤道附近，溫暖潮濕的空氣上升。無論是否有樹木，地球本身的動力已可以產生降雨。但赤道以北 30 度，來到地中海，就沒有這回事。地中海有 Hadley 胞循環，寒冷而乾燥的空氣下降，雨量沒有得到地球的力量來再生和補充，也沒有水份蒸騰到大氣的森林。

碳循環

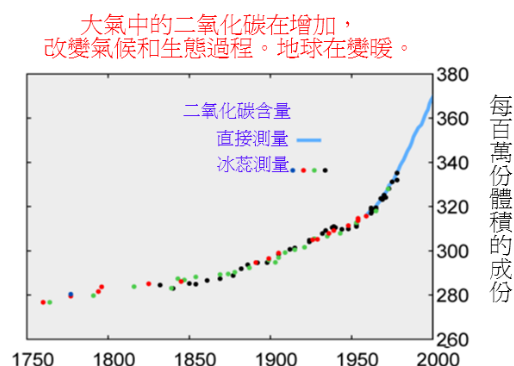


大多數人知道大氣中的二氧化碳和溫室氣體，以及全球變暖。這是陸地生物攝取碳的主要來源，但實際上只是全球碳循環很小的部分。看看碳循環，有以億噸計的碳儲存（灰色）和一些碳的流通量（黑色）。

大氣中有約 750 億噸的二氧化碳，海洋表面有約 1000 億噸，深海有 38000 億噸碳，等等。植被的儲存量少於大氣，只及海洋深處約五十份之一。碳在所有這些分室之間移動。全球的化石燃料和水泥生產儲存了約 4000 億噸，每年大概有 5 億噸排放到大氣。看看流通量，海洋和大氣之間有大量的交換。光合作用也有相當大的影響。

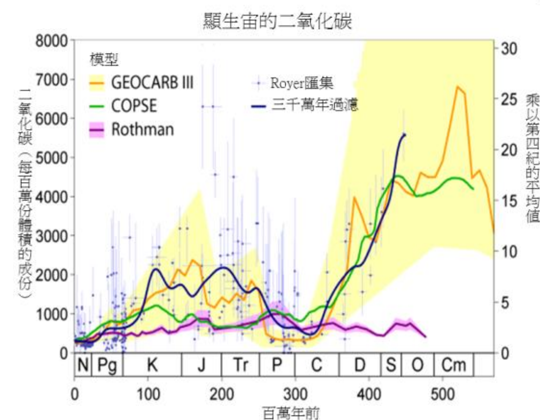
植物呼吸從大氣攝取和排放到大氣的東西幾乎相等。比對整個過程，從化石燃料和土地利用的增量看來只是很少部份，但關鍵在於平衡，因爲只要平衡稍有失控，改變率會積累。

大約在 1955 年，一位有遠見的科學家開始夏威夷大島 Mauna Loa 測量在 11000 英尺大氣中的二氧化碳。他選擇這地點，是因爲大島距離任何大陸約 2500 英里，有貿易風把大氣混合得很好，得出的混合標準信號沒有被本地工業等等事物污染。



淺藍色實線是 Mauna Loa 的直接測量數據，顏色點點是從冰蕊分析推算二氧化碳在大氣中的體積，以百萬分%計算。可以看到十九世紀後期以來，人類工業活動不斷增加二氧化碳的濃

度，正在加速上升。冰芯測量主要是丹麥和瑞士研究人員在格陵蘭冰蓋抽取冰蕊完成。



換一個時間尺度來看看。圖片是對過去五億五千萬年二氧化碳濃度的不同類型測量。藍線是隨著三千萬年時段移動的平均數，顯示在過去大部分時間，地球大氣層的二氧化碳是多於現在；遠遠超出過去 150 年人類活動和工業的影響。

各種不同的估計方法有一些顯著特點。看看奧陶系和石炭系之間二氧化碳濃度的改變：減少了。

這些二氧化碳進入了礁岩，也進入了汽車油罐。石油和煤就是在那時代製造的。當時氣候溫暖潮濕，地球首次出現了覆蓋陸地的大片森林；在這些石炭紀沼澤，一代又一代，千萬代植物生長成亡。

二疊世末的危機時代，二氧化碳重新排放到大氣有奇怪的現象，涉及到海洋元素。在二疊紀末滅絕，泛大陸解體和海洋環流模式重新排序時，儲存在黑海的二氧化碳重新注入大氣。

中生代是恐龍和其他親屬主導整個地球的時代，氣候相當溫暖，植物可以成長。二氧化碳是相當不錯的肥料，如二氧化碳供應充足，又沒有受限於其他一些營養物質，植物會生長得更快。

在過去六千五百萬年，二氧化碳濃度一直下降，直至現在我們視之爲正常的濃度。之前有很長一段時間，二氧化碳濃度比現在高出很多。

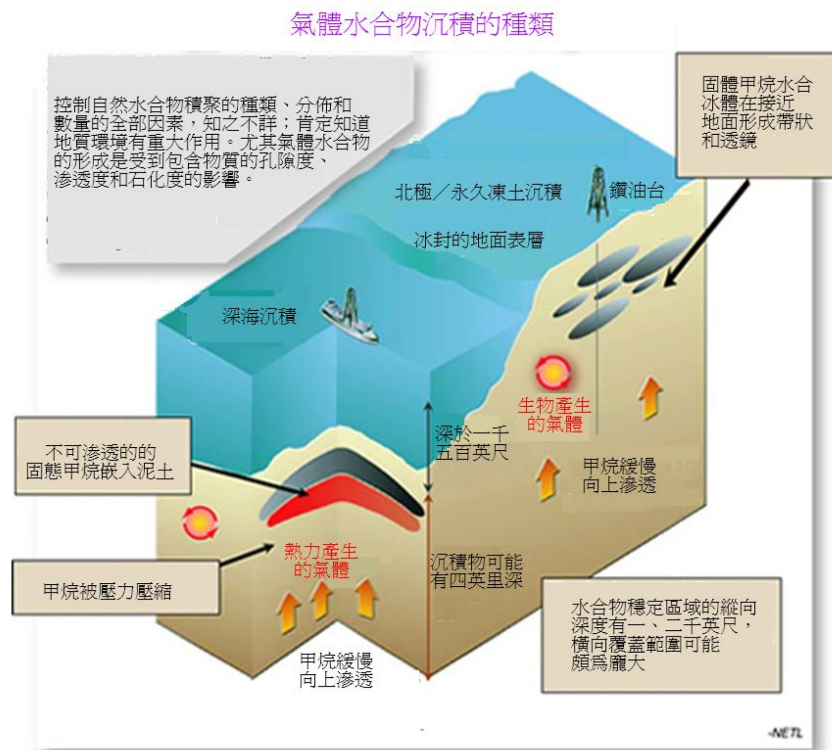
重要的信息是，在地球生命的尺度，全球變暖是微不足道。生命曾經面對這樣的問題，以後也會適應得後好。因爲全球變暖，將有物種滅絕，但生命不會滅絕。很多物種已經能夠適應地球上更溫暖的條件，這些事物會因應變暖而大量增加。

這不是說全球變暖並不重要。全球變暖之所以重要，因爲海平面上升，天氣模式更多變化，這意味著中間緯度地區的乾旱和洪澇更爲頻繁，特大風暴的強度和數目可能增加。志留紀颶風強度近乎無可想象。相對於志留系的颶風，Katrina 颶風只是小菜一碟，遺憾的是我們不知道志留系的颶風有多強烈。

原大氣中碳的命運		
碳儲存	千噸	%
沉積岩中的石灰石	40,000,000	79.92709%
沉積岩中的有機碳	10,000,000	19.98177%
海洋中的碳酸氫根離子<-	37,000	0.07393%
化石燃料	4,200	0.00839%
沉積物和土壤中的有碳	1,600	0.00320%
海洋中的碳酸離子	1,300	0.00260%
溶解於海洋中的二氧化碳	740	0.00148%
現有的生物質	760	0.00152%
大氣中的甲烷	10	0.00002%

列表是原始大氣中碳的命運。主要歸宿是石灰岩和沉積物，海洋有大量碳酸氫鹽。此外有化石燃料，有機沉澱物等等。海洋含有有溶解的二氧化碳，這實際上是二氧化碳分子，不是碳酸氫根離子。現有生物量和大氣中的甲烷所佔的份量非常小。最有可能向大氣排放碳會是那一源頭？

事實上這是甲烷水合物。甲烷水合物在冷水中是固體，但只要溫度稍微上升，即會溶解和釋放甲烷。地球有約 100 萬億立方米的甲烷水合物，儲存在沉積物，隨時可以排放。如世上的海洋變暖幾度，將會有非常有戲劇性的正反饋效應，因為甲烷冒泡了。作為溫室氣體，甲烷比二氧化碳更有效。如全球變暖，甲烷可能令變暖程度增加三倍和真正加速。



圖片顯示甲烷水合物儲存的地方，例如深海之下的沉積物。北極地區儲存不多，美國路易斯安那州對出海底藏量豐富。世界各地還有很多。

磷循環

磷循環不同於碳和氮循環，因爲沒有磷氣相。磷只有固體或液體，也是最稀缺的基本元素。三磷酸腺苷(ATP)，構建 DNA 的磷酸糖骨架，以及能量傳輸等等都需要它；所有生命都爲此需要它。但地殼的存量的確很稀少。



把一些磷酸鹽倒到湖泊，藻類會大量繁殖，證明磷是植物種群的限制因素。磷肥對農業生態系統非常重要，磷肥經水道進入湖泊，魚類死亡。湖泊有豐富營養，藻類大量生長，爲何魚類會死亡？

是因爲缺氧。富營養湖泊底部缺氧，因爲藻類肯定遮掩了水面的陽光。湖底在什麼時候缺氧？有一個蠢蠢宇航員的壞笑話。他說：「我們有新的航天器，可以登陸太陽。」對方問他：「怎樣做得到？」他說：「別擔心，我們會在晚上登陸。」缺氧現象發生在夜間。

晚上，藻類呆在那裡，但不是在製氧，因爲沒有光子進入，但仍然要呼吸，所以吸盡了所有氧氣，魚窒息而死。正常健康的藻類在夜間呼吸，吸盡了氧氣。

生態系統的一些重點。物質和能量在地球的移動是非常重要，也有一些非常有趣的大規模問題。生物地球化學有許多大數字，計算流模型，分室模型和差分方程等等，與地質，物理化學和氣象學各方面有連繫。這些連繫很重要，還沒有研究清楚。生態系統生態學和叢落生態必然有重要連擊，但仍在探索，這不是很成熟的範疇。

分析這些過程的生態學部分，是研究地球環境的命運，特別是水和空氣，都是有重要的經濟和政治影響。這是值得關注，學習和記憶的領域，因爲這些過程基本上永遠影響人類生活的質量。

下一講討論生物多樣性，研究這是否關乎重要，以及滅絕是什麼意思。

第三十一講：爲何如此多物種？影響生物多樣性的因素

這一講談到生物多樣性，以及這應否值得擔心，以及如何看待因人類活動引起的滅絕危機。

不要忘記一個非常簡單的概念：人類對環境的影響，基本上是〔地球上人類數目 x 各人平均消耗的數量〕這函數，也許再乘以一些含糊因素以表達人類的良好或不良行爲。我認爲希臘人也許在 2500 年以前寫下這方程。這很簡單，沒有什麼特別令人驚訝。

儘管如此，驚訝的是方程式上半部的人口問題，已幾乎從從討論這個問題的公共話語中消失。我認爲這是因爲有些團體刻意冷處理，認爲任何有關人口問題的討論，不可避免涉及避孕或人工流產，對某些團體來說，這是宗教問題。

這也是世界各貧困國家的冷處理，反對富裕國家，說：「是你們把環境弄得一團糟，不要對我們說三道四，不要干涉我們的生活，這不是我們的首要任務。」不過，長遠來看，這方程式是事實。〔地球上人類數目 x 各人平均消耗的數量〕。我們不能擺脫這方程。

科學文獻有很多關於**生物多樣性** biodiversity 問題的研究，滅絕的問題，許多頗爲精密的科學分析，把前沿的生態學理論應用於問題。但是，請大家記住：人類影響地球上其他物種這問題，不是通過科研就可以真正解決。要解決這問題，必先要了解人們有什麼動機要多生育或少生育，要多消耗或少消耗。

這是一個極爲難啃的問題。任何人認爲這很簡單，只要回想全球金融危機。人們千方百計要刺激消費，爲避免貧窮而不顧一切，但帶來了環境災難。我不認爲有任何容易答案。

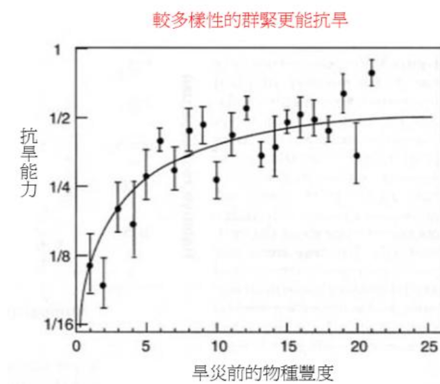
若是調查人們希望有多少子女，良好的社會學研究會指出他們希望的子女數目只是實際數目約三分之二。這說明解決人口問題的最簡單方式是無需任何嚴刑峻法，只需讓婦女控制本身的生育命運。開門見山，這是第一要點。

多樣化與穩定

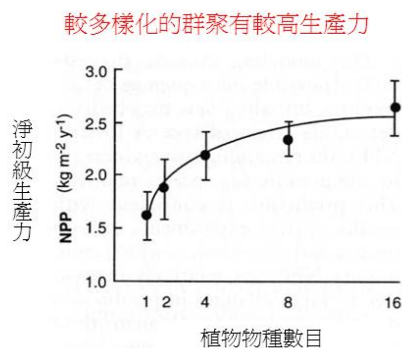
今天從生態，經濟，演化和個人觀點討論滅絕。生態文獻有一個傳統觀點：三十至五十年之前，直覺觀念認爲生態系統越多樣化就越穩定。大家都喜歡穩定，不想有太多意外，所以多樣性是好事，因爲帶來穩定。

但 Bob May 其後表明，有更多不同的群聚可以更不穩定。多樣性與穩定之間沒有必然的邏輯聯繫，有時更多樣化的群聚是不太穩定。自此之後曾有大量實驗，但沒有令人信服的清楚模式。最近的理論表明，有時多樣性可以增加穩定性。這似乎是一個在移動的目標，我認爲我們必須要謙虛：「在任何特定情況下，我們真的不知道會發生什麼事。」

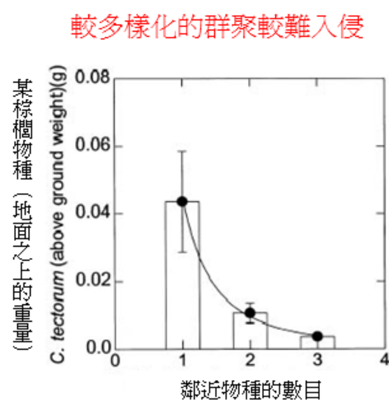
穩定本身就是相當抽象的術語；可以指抵抗力，意味著以不變應萬變，經一輪擾動後能夠回復原來狀態，彎曲但不會折斷。在現實世界中，這可能是更重要。



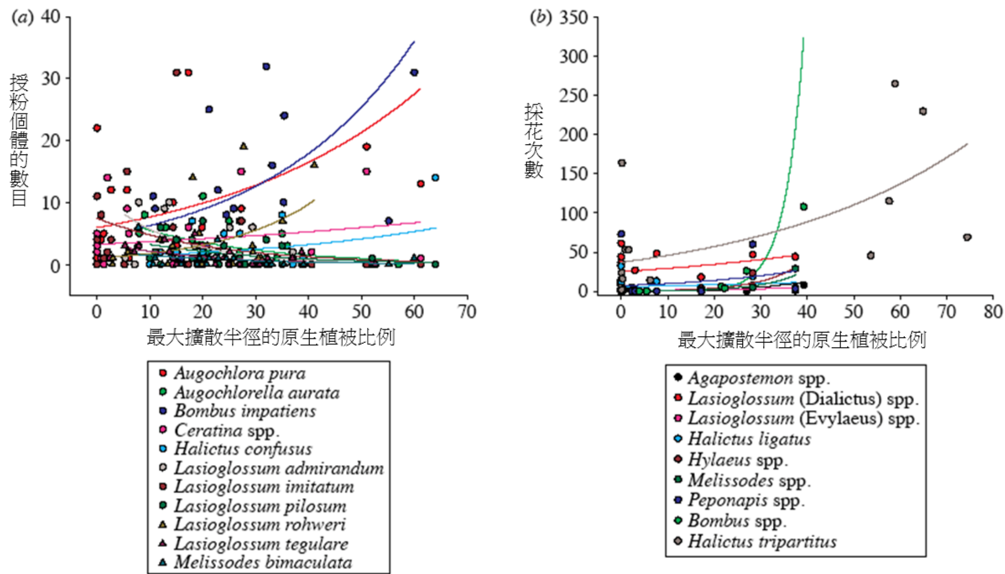
是否可以利用實驗知道物種多樣性對生態系統有什麼影響？這方面有一些證據，數據主要是關於植物，或植物與昆蟲。更豐富的群聚似乎能夠更好抗旱，可能是因爲彼此互動的植物能更好節約用水。.



看看淨初級生產力。隨著植物物種數目增加，每平方米的固碳量（以公斤計）逐年上升，然後到了上限；這是遞減因素。至少在一開始時，在既定空間有更多不同種類的東西，各自以不同方式劃分地盤，更能利用系統的陽光，二氧化碳和水份，轉換成有用的生物材料。



也有一些證據表明，隨著群聚的物種數量增加，外來物種越難進入該群聚。這些實驗通常在相當簡單的實驗花園進行。我認爲，應用到現實世界的成效依然是未知數；可能奏效，亦可能不是。



周邊原生植被的比例增加，每個蜜蜂物種的反應，以豐度的改變來表達。
曲線是一般線性模型的預測值，與相關物種同一顏色。
(a)圖是美國新澤西州／賓州，蜜蜂物種與原生植被有正向和負向的關係。
(b)圖是美國加州，蜜蜂物種與原生植有不同程度的正向關係。

英國皇家學會在 2009 年發表文章，基本上這說明授粉群聚越是多樣化，群聚的植物越有機會得到授粉，因爲不同種類授粉者是相輔相成，它們進入群聚是在交換服務。

這一點與生態系統函數有些許連繫，因爲授粉者是大自然賜予的禮物；沒有授粉者，杏仁產業和蘋果產業會崩潰。我們做出一些什麼事情消滅了授粉群聚，或降低其多樣性，這篇文章指出水果和堅果作物會失收。

生態多樣性似乎改善一些生態系統屬性。有證據表明，物種多樣性與韌性和抗侵能力有關。研究生態系統功能的科學家不很擔心基因的個別多樣性，主要是研究物種的多樣性。

研究多樣性可以有不同層次：可能是研究授粉群聚的單一物種，可能是比較基因同源和不同源的授粉物種等等；不是所有層次都同樣研究得很透徹。

總結一下對多樣性的生態觀念。保育主義提出其中一個論點，即是生物多樣性對生態系統功能是十分重要。以下是另一個論點。要重置這些服務，會花費多少？

重置成本

我提出這題目，但暫且放下不表，稍後會討論。若是認爲要保持清潔空氣，乾淨水源，授粉服務以及大自然賜予我們許多免費的東西，必須要保持生物多樣性，想象大自然變得多餘，地球的物種有 90%滅絕，人們才發現生態系統功能下降；那麼，這是涉足危險的政治爭論，似乎不知道你在說什麼。

批評者年復一年說：「地球物種又失去了 10%，生態系統仍然運作得很好。你只是大喊狼來了。」生物多樣性如此一步一步的削弱，總有一天下一個物種滅絕時，確實影響了生態系統的功能。這麻煩大得不得了。

我們面對的真正難題是如何告知廣大公眾和政治家：生態系統有許多冗餘部份，作爲物種滅絕與影響生態系統功能之間的緩衝；但若是已經淘汰了很多物種，總有一刻沒有什麼冗餘部份留下來，在這一刻生態系統開始崩潰。

看看一些經濟參數，看看重置這一切要用多少成本。先看看生物圈二號。

生物圈二號（Biosphere 2）位於美國亞利桑那州圖森市南部的 Oracle 地區，是 Ed Bass 及其他人員主持建造的人造封閉生態系統。佔地 1.3 萬平方米，大約有 8 層樓高，爲圓頂形密封鋼架結構玻璃建築物。「生物圈二號」建造於 1987 年到 1989 年之間，它被用於測試人類是否能在以及如何在一個封閉的生物圈中生活和工作，也探索了在未來的太空殖民中封閉生態系統可能的用途。「生物圈二號」使得人們能在不傷害地球的前提下，對生物圈進行研究與控制。「生物圈二號」的名字來源於它的原始模型「生物圈一號」，即地球。~~~~《維基百科》[212]

生物圈二號要長期養活八個人，每人費用是九百萬美元。粗略計算，要重置整個地球以維持現在的人口，需款 5.4×10^{16} 美元。

這樣的推理必然得出龐大數字；這基本上是經濟學討論的外部效應。外部效應影響他人，但與我無關。這基本上爲所處理的問題定調：問題已超出能夠處理的範圍，沒有辦法拿出解決方案。稍後會看到一些這樣的事情需要內部化。

養分循環	每年 17.1 萬億美元
文化使用	每年 3 萬億美元
廢物處理	每年 2.3 萬億美元
干擾調節	每年 1.8 萬億美元
供水	每年 1.7 萬億美元
糧食生產	每年 1.4 萬億美元
氣體調節	每年 1.3 萬億美元
水分調節	每年 1.1 萬億美元

外部效應的問題，在經濟學中意味著市場未能捕捉外部效應的影響。市場計算沒有包括外部效應的後果和成本。Bob Costanza 和隊員試圖計算生態系統服務的邊際價值，即是估算現值的遞增改變，不是全部重置。

1997 年，Bob Costanza 等人在《科學》發表文章，有很多數字，以下是一些重點。當然不要求大家記牢這些數字。值得注意的是，養分循環的肥料供養著地球上所有植物，取代大自然要花費 17 萬億美元。

[212] http://zh.wikipedia.org/zh-tw/%E7%94%9F%E7%89%A9%E5%9C%88%E4%BA%8C%E5%8F%B7

幾星期前，我在華盛頓聽 Ed Wilson 談到這些龐大數字，他說：「在金融危機之前，在這些重整計劃，經濟刺激計劃之前，我本來以爲一萬億是龐大數字。現在隨口都是這裡一萬億，那裡一萬億。過了一會兒，這可是來真的。」

列表是人們確定生態系統的服務，其中包括養分循環，廢物管理，供水，糧食，調節大氣，調節景貌的水份，洪水等等，那些都是很重要的事物，大自然爲我們做了很多事，從來沒有要求我們付帳。

海洋	每年 20.9 萬億美元
河口	每年 12.6 萬億美元
開放海域	每年 8.4 萬億美元
陸地	每年 12.3 萬億美元
濕地	每年 4.8 萬億美元
森林	每年 4.7 萬億美元
湖泊和河流	每年 1.7 萬億美元
草原	每年 0.9 萬億美元

看看是怎麼回事，會發現海洋的功勞是兩倍於陸地，河口提供大量的生態系統服務，很多人喜歡他在河口區域建造房屋：地中海沿岸，美國東南海岸，南加州等等。

大陸陸地重要的部分有濕地和森林，也不能說草原是不重要；草原每年提供約一萬億美元的生態系統服務。

早在 1997 年，地球生態系統服務的邊際價值總值約 33 萬億美元，四倍於當年的美國國內生產總值。今天的美國有增加，但我敢打賭大自然服務的重置成本也是有所增加。這些都是龐大數目。

這是估計全球經濟的環境影響和環境服務成本有多少是外部化。這是全球規模公地悲劇的估算：我們全體都是個別想利用和使用服務，但我們的個體行爲正在侵蝕群聚環境。這也是估算我們的行爲沒有連結到後果，以及我們如何沒有清理自己製造的混亂。

這種經濟觀點被批評爲拙劣經濟學和拙劣生態學。我認爲在接受種種批評和作出修正後，這說法依然有強大的論點，即是大自然爲人類提供的物品和服務，其巨大價值是人類不可以重置的。這是不可以忽視的事實，雖然數字可以爭論，但論點是成立的。

冗餘物種？

物種減少，也許我們還可以活下去。我的朋友 Pierre Henri Gouyon 在巴黎市中心第五區成長，一個相當人工化的環境。他說：「地球不需要千萬物種。我們只需要一百一十七個物種。我們需要牛，綿羊和山羊。製造奶酪，葡萄酒和啤酒要有細菌和真菌。換句話說，我們只需要直接讓人類生存的東西。如果需要一些東西以提供我們經歷過的生態系統服務，也許一些物種，但不需要有一千萬種。」

Pierre Henri 其實深信環保主義，因爲環境問題與法國政府頂牛而被解僱。他主持電台節目，被下放到巴黎自然歷史博物館，那是生物多樣性的儲存庫。

他提出這論點，是要指出關於生態系統功能和冗餘物種的想法茫無邊際，也許更好的是有一個起點，從而開展討論。因爲一旦決定保育物種的論點是基於實用理由，利用經濟術語來爭辯，

就必須有數據和公認的事實支持。以「一百一十七個物種」作爲開始，迫使辯論時不得不面對幾個嚴重的問題。這是經濟學的看法。

演化生物學家有什麼說法？很清楚生命樹每一樹梢已經存活在地球上有三十五億年，都活得很好。這並不意味著某物種優勝於其他，但全取活著。

想想物種之間的關係。萬物皆有共同祖先，可能的例外是讓在座各位咳嗽的那些討厭病毒。越往後走，越發現萬物之間是互有關係。

回到三十億年前的生命樹，古菌和真核生物開始分道揚鑣；回到一千五百萬年前，舊世界的猴子和原始人類分道揚鑣；回到七百萬年前，黑猩猩和人類分道揚鑣。

從演化生物學家的角度看，一大塊 DNA 往左走，一大塊 DNA 往右去，但都活到現在，但沒有任何形式的道德可以決定誰有權支配，誰有權接管世上的資源。這只是一個中立的模式。從這個角度來看，人類文化是有趣的東西；人類只是在演化游戲的終局才想出「主導」這主意。而人類是贏家。引述我小兒子的說話：勝者寫歷史，輸家寫小說。輸家是地球上其他物種，幾乎都要適應贏家。我們是贏家，主宰這個星球。

想想我們如何對待其他物種：太平洋鳥類有 25%滅絕，目前人爲的滅絕水平是百倍千倍於背景發生率，人類文明對地球的總體影響已接近大隕石撞擊尤卡坦半島，那麼我認爲這可說是「最窮兇極惡的罪行。」

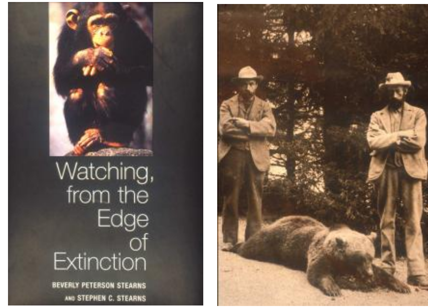
這不是我很喜歡的莊子。我們所作所爲已經迫使地球上的其他居民滅絕或步向滅絕。這只是爲了提高我們的生活質素，國內生產總值，地球的產品總值；這一切被分析爲提高生活水平和經濟增長的必須。這是演化學觀點。熱愛植物和動物的演化生物學家，對人類文化和歷史如何影響地球肯定有憤世嫉俗的看法。

人類與物種多樣性

公平一些看待人類，我認爲如有任何其他物種演化爲主導物種，很可能會表現出幾乎相同的方式，主導物種之佔據主導地位，是因爲有一個激勵結構，使其具競爭力和非常有效率地提取和利用資源。

如人類的實際行爲不能善待其他物種，我認爲這是文化對生物學的深遠勝利。若是以親屬選擇論點來解釋，我不以爲然，因爲我們還沒有證明我們能夠很好地善待他人，而他們比其他物種與我們更是密切相關。

這一刻，我希望大家認識到滅絕危機和地球生物多樣性的意義，是在探討我們本身的本質和優先事項。在掙扎於這問題時，可能變得悲觀或憤世嫉俗，但我認爲可以視之爲學習的機會，以了解我們本身和與我們互動的大自然。這不是悲觀，這只是非常深切和揭示性的情況。



內子和我合著這本書寫下我們的個人角度，稍稍告知大家我們為何撰寫這一本書和從中我們學會的教訓。所以這是名稱的書，左圖是書的封面，右圖是兩位獵人，他們於 1905 年在瑞士南部射殺了瑞士最後一頭熊。

在美國，愛達荷州和蒙大拿州有同樣的事情。內政部部剛剛解除了禁止殺狼。愛達荷州和蒙大拿州大約有八百頭狼，有人再次大開殺戒。人們就是這樣的。圖片的獵人因為獵射一隻熊而沾沾自喜。

為什麼我們寫這本書？早在 1987 年，瑞士政府邀請我評論由美國國會撰寫的白皮書，白皮書調查科學的發展，並向國會建議是否有嚴重的事情需要採取行動。

Peter Raven 和 Ed Wilson 已經把生物多樣性危機提升到相當高的層次，國會辦公室留意到這問題，並撰寫白皮書；瑞士政府要求我和我的小組評估這份白皮書。當時歐盟決定要做點什麼，所以瑞士邀請我作為代表，參加由 John Lawton 安排的會議。會議在英國舉行，我被要求為呈交歐盟的報告書寫概述。以下我讀出了幾節，也是讓我寫這本書的原因。

> 「生物多樣性危機的原因不是大自然，而是因為人類的經濟和繁殖行為。…生物研究不會改變人類行為。改變人類行為只有通過教育，經濟，人口政策和決定政策的共同價值觀。」至少是民主政體的共同價值觀。我們都是歐洲的民主國家。
>
> 「長遠的解決方案要求降低出生率和大力改變消費行為。然而，飢餓，不安全和壓抑的人互相殘殺，他們破壞環境，把物種驅向滅絕。」我們看到在剛果的戰爭中，偷獵者進入大猩猩保育區，為了吃肉而氣勢洶洶殺掉它們。
>
> 「因此，政治的挑戰是要找出一種方式讓人們舒適，安全和自由。這是長期穩定生物多樣性的必要先決條件。」我們不能再等待。我們不能等待政治和經濟變革，然後才開始保護生態系統和挽救物種。要是這樣等待，不會剩下多少可以挽救。我們必須開始執行以保護大自然。」

在這個科學家的會議，我的壓軸語是這樣的：「科學家們聲稱他們需要更多的錢用於研究，有錢可用他們都會接受。政治家聲稱需要更多研究，以避免令人不爽的決定。」這是他們互相幫助的

好辦法。不能以研究作爲不採取行動的藉口。因爲我們已經知道：世上人口過多。其中有些人，主要集中在發達國家，消耗太多。兩種情況都必須改變。」

我只是簡單利落說明。各國的反應確實有趣，從中也可得知一些歐洲的歷史。挪威，德國，瑞士和英國支持；法國，意大利，葡萄牙和希臘反對。

法國代表認爲這會被極右派利用，有借口驅逐移民；批評我的態度是生態納粹。和往常一樣，每當法國人推到角落裡，他們打出「違反人權」王牌。順帶一提，這位法國代表後來成爲聯合國教科文組織負責環境的領導。這是他的態度。

挪威是非常自我滿足和豪華，認爲概述遠遠不著力。他們希望看到一些更革命性的聲言。德國認爲這是很好的發言。英國認爲這是好的。荷蘭人喜歡它。我離開時感到震驚，但也意識到人類有很大困難去同意關於生物多樣性的價值體系。如果我們不同意，我們不能取得多大進展。

人的價值體系有很多。有些人認爲滅絕是壞事，這學系的任何人都是這樣的想法，因爲他們喜愛動物和植物，這就是他們選擇這個職業的原因。也許有人認爲物種滅絕並不重要，只需要有健康的經濟和挽救世上的所有窮人，爲他們提供健康照顧，忘記大自然，大自然只居次要地位。其他人可能認爲滅絕甚至是好事。後者是什麼人？這些人擁有私有財產，發現有瀕危物種，當前美國法律會鼓勵他在聯邦政府知道之前確保該物種確實滅絕。

因爲如果聯邦政府知道有瀕危物種，可以引用徵用訴訟程序；如業主敗訴……。我的夏威夷農場主朋友正有這種想法。

因爲如此，故此有很多衝突，我們不能達成協議。那麼，如何改變價值體系？如何讓人們同意？如何轉變均衡？我當時認爲若是能夠展示一個物種滅絕的過程，表達人們的情緒反應，會是一宗好事。內子和我一起動筆。

我原本打算寫小說，但發覺二十五年撰寫科學論文已經全面摧毀我寫出有說服力小說的能力。內子 Bev 是記者，她提議：「我們何不去訪問有關人等？」她是記者，知道如何採訪。我是有白鬍子的大塊頭，而她非常有同情心，很能向別人拿到信息。

我們決定嘗試。第一次訪談的對象是 Christophe 與 Hedwig Boesch 伉儷，是關於象牙海岸瀕臨絕種的黑猩猩。那一次是感人至深的採訪。我們肯定這是好辦法，決定寫這本書。以下是書中的一些例子。



這是夏威夷島上的烏鴉'Alala。我年輕時，偶爾看到幼鳥在島北的天空飛翔。到了 1990 年代當我們開始尋找它時，野生的一百一十隻烏鴉只剩下十一隻。眾多農場中，只剩下一個農場有野生烏鴉。

生物學家爲了挽救烏鴉，收集和圈養了過百鳥蛋和幼鳥，但全都死掉。

只有一個農場依然有烏鴉存活，場主 Cynthia Salley 決定不會讓任何沒有誠意挽救烏鴉的生物學家進入農場。她通知生物學家：若是在她的農場研究，就不能公佈任何結果。所有活動立即停止。生物學家發表文章的興趣更甚於挽救烏鴉。

接下來的事情更爲瘋狂。美國漁業狩獵部通知 Cynthia 她違反了瀕危物種法案；因此，爲了挽救烏鴉（記住，已經有百集烏鴉死於挽救之名），他們要派直升機在空中撈捕烏鴉。他們承認沒有試過用這樣的方式撈捕麻雀。世上只有十一隻這物種的烏鴉。因爲 Cynthia 不讓他們進入農場，直升機就是飛到上空，外掛著一位生物學家用網撈捕烏鴉。

在這瘋狂的一刻，Cynthia 向州長投訴，轉介到國家科學院，再轉介到 Peregrine 基金會。一些有識之士請 Cynthia 放心，他們有辦法應付。後來基金會設立了圈養繁殖計劃，把一些野生烏鴉圈養起來。這計劃仍在運行。

1999 年 9 月，我和 Bev 去了參觀。烏鴉幼鳥住在鳥舍，籠子外有一公一母的野生烏鴉，坐在樹上，看著鳥舍的幼兒。幼兒烏鴉呱呱大叫，這一公一母就是被噪音吸引。



幼鳥沒有野生父母飼養，就沒有學會什麼時候要閉嘴，乖乖的不作聲。被放生了的圈養烏鴉，到了野外還是呱呱大叫，很快就被珍稀瀕危的夏威夷鷹吃掉。現在還有一些圈養的烏鴉，但現在都不放生了。這物種只存活在圈養籠子，在野外已經滅絕。



接下來的故事是關於經濟和人口進程。這是一個中國歷史故事。荷蘭外交官高羅佩 Robert Hans van Gulik 除了寫了一些不錯的中國怪力亂神小說，也收集了這個白面長臂猿的唐代故事。

白面長臂猿目前存在於越南南部和泰國。在中國信史開始之時，白面長臂猿曾在北京北部存活，在山上的雪地過冬。到了唐代，白面長臂猿已被驅逐到長江，之後更被驅逐離開中國。



在詩歌和繪畫，白面長臂猿是重要的象徵。長臂猿和鶴都象徵長壽。道家聖人上了年紀，會變成長生不死的長臂猿。雄性長臂猿的吼叫令人非常困擾。在長江三峽岸邊寺院打坐的和尚，可以在早上五時聽到十五公里外的猿啼，帶來人們對大自然的魔法和神秘的想像。白面長臂猿成爲重要的文化對象。

高羅佩繪製這中國地圖：白圈是公元一百年時的長臂猿棲息地；黑邊白圈是十七、八世紀的情況；黑點是

現存棲息地。到了十九世紀，白面長臂猿被徹底趕出中國。

約在公元 170 年後漢時代，群臣向皇帝進言：長臂猿瀕臨絕種，必須保護。皇帝同意遣派軍隊禁止農民砍伐森林。長臂猿走向滅亡，是因爲棲息地被破壞。

破壞棲息地，主要是因爲人口壓力。貧困農民需要柴木舉炊做飯。軍隊保護森林，只是一兩年光景。漢朝被推翻，沒有了中央控制，而人口進程沒有改變。貧困農民依然多生孩子，要養妻活兒，他們要有柴木。

中國的森林被砍伐一光，長臂猿從此在中國絕跡。這是二千年前的歷史。各位可能質疑近世是否有同樣的事。看一看美國這個政治穩定國家最近的例子。

Barton 溫泉在德克薩斯州 Austin 市附近。水溫穩定，炎熱夏天跳進溫泉，直是涼爽宜人，乾淨的水從岩溶形成淌出。真是美好生活。



反彈蝶 *Eurycea sosorum* 生活在溫泉。環保組織「挽救我們的溫泉 Save our Springs」以它爲主題，保育溫泉周邊地區。有意在該區發展的是 Freeport-McMoRan 銅金公司，背後得到德克薩斯州共和黨的支持。

Freeport-McMoRan 銅金公司總部設在路易斯安那州，是世上最大的礦業公司，也是相當殘酷的企業，曾聘請印度尼西亞軍隊平息新幾內亞西部的叛亂，因爲企業在那裡有大銅礦和金礦。他們動真格的。

這企業在幕後支持一項龐大的發展計劃，在 Austin 市附近興建規模大約是三藩市的新城，污水會流入溫泉。環保主義者的論據：我們要拯救溫泉，因此不能建造新城，這徹底摧毀我們的生活質量。泉水約有二十多個特有物，後來還找到另一蠑螈物種。

然而，美國的瀕危物種法案不允許利法律論據去保育沒有命名的物種。於是 David Hillis 在 1991 年在科學文獻發表文章，正式命名 *Eurycea s-o-s-orum*。那個 s-o-s 正是 Save our Springs 的縮寫。這是可愛的小蠑螈，大約兩英寸長。我到過溫泉見過它。

爭取把這物種列入名冊的政治操作確實嚇人。共和黨參議員 Kay Bailey-Hutchinson 推動法案，暫停全國登錄任何物種一年，以阻止蠑螈錄入名冊。Mark Kirkpatrick 夫婦和環保律師 Bill Bunch 引用瀕危物種法，最後迫使內政部部長把 *Eurycea sosorum* 列入瀕危物種名冊，整整花了四年時間。在這四年期間，整個北美洲沒有新物種列入名冊。小小蠑螈把整個大陸停頓下來。

發展暫時被擋住了。這項新城計劃做價數十億美元，所以這種衝突永遠不會終止。我們最近和那裡的人聯絡，想知道近況。他們有一個成功的圈養繁殖計劃，稍爲限制了發展計劃，但壓力

不會消失。蠑螈能否生存，要看保育人士是否保持活躍。發展的經濟誘因必然存在，只會沒完沒了。

總結這些不同觀點。只是以科學觀點來看，某些實驗表明生物多樣性是好事，但結果是好壞參半；以生態系統功能來審查生物多樣性的全部論點，誠實的答案應該是：好壞參半。

經濟的觀點是這些服務的替換成本是非常昂貴，但不是很清楚這些服務是如何取決於多樣性，因爲我們不知道系統中的冗餘，也不知道什麼是臨界點。

演化的觀點是萬物互有關連，但多樣性沒有任何自然價值。演化或純科學的觀點認爲大自然是沒有價值；不管地球是生是死，其實沒有任何區別。

一如長臂猿的例子，人們往往因爲文化原因而爲多樣性貼上人類著眼的價值。在座各位選修這課程，可能因爲過往對生物多樣性有一些美妙經歷。

當我們爲事物貼上人們著眼的價值，基本上我們已經贏了戰鬥，而我們現在的價值體系是我們這些智人把本身的價值體系強加諸地球的其他事物。有人花錢來濫用地球，有人花錢來保護地球。

價值從何而來？又有什麼原因？生物多樣性危機的有趣案件迫使我們面對這較爲深層和個人的問題。遇上積極的環保人士，我認爲你真的要問：「他們展出的價值觀是否個人口味，或是一些適用於全部人的一般衍生價值？」我碰巧喜歡蘭花和江豚等。其他人喜歡吃江豚。我倆都是人類。

想進一步閱讀，建議你閱讀 E.H. Carr 關於兩次世界大戰時國際關係的著作，類似現代的 Machiavelli 或 Thucydides，解說世界各國面對深層次問題決策的，實際上是處事是出非常，非常強硬。下一講討論行爲。

教授的推薦閱讀書目：

Costanza, R., et al. 1997. *The value of the world's ecosystem services and natural capital*. Nature 387: 253-260.

Carr, E.H. 1947. *International relations between the two world wars, 1919-1939.* London, Macmillan. (How human nations behave towards each other - other species beware.)

Chapin, F.S., O.E. Sala, I.C. Burke, et al. 1998. *Ecosystem consequences of changing biodiversity - Experimental evidence and a research agenda for the future.* Bioscience 48: 45-52.

Stearns, B.P. & S.C. Stearns. 1999. *Watching, from the edge of extinction.* Yale University Press, New Haven.

第三十二講：個體覓食的經濟決定

這一講進入課程最後一段。以前有演化，有生態，現在討論行爲。這序列是有一定道理，因爲演化有助於解釋在生態中演化而來的事物，也解釋所見行爲的演化。

開章明義，行爲生態學對行爲的觀點：從行爲中所見的演化模式，應該反映生物在本身環境中的慣常經歷，動物的行爲方式應該反映其終生繁殖成功後果的行爲。這只是行爲生物學的部份。若是想了解所有層次，就必須了解行爲如何在種族發育時演化；這需要行爲的比較觀點，要了解行爲如何是適應性或是不良適應。也需要了解行爲是如何開發，也就是說從從受精卵到死亡，生物是如何學習。這本身已經是一個大範疇。

最後是需要了解行爲的機械性基礎。在這方面有許多不同方法可以試一試。可以是神經生理學，可以是內分泌。觸發行爲模式涉及許多不同種類的機制。這門課主要集中於行爲生態學的方法。Krebs 與 Davies 的著作有很好的體現。

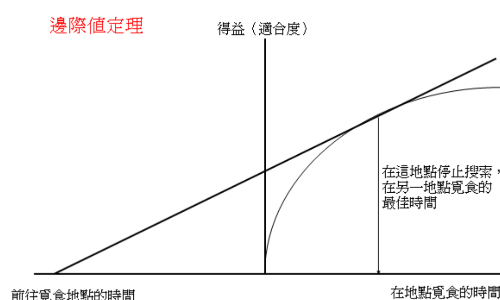
其他問題也是很有趣的生物學。以上只是指出如果對行爲感興趣，有很多方法可以試一試，有完全不同的範式可以用來分析。

以下五講有五個主題。這一講討論覓食和狩獵。下次談論演化賽局理論，這是了解行爲的一個主要分析框架。其後看看交配系統和父母關愛，兩者的連繫頗爲有趣。另一講是關於不同的生殖策略，與頻率相關的策略最好利用演化賽局論來分析。最後是以演化和生態角度分析動物和人類的自私，利他和合作行爲。這是我從行爲生態學選擇的五個主題。要強調這是入門課程。坦白說，整個學期只講授行爲可能更爲有趣，因爲這是有趣的主題。但本系還有其他課程，有興趣的可以選修。

覓食

聰明的實驗可以得知覓食的生物透露它使用的適應措施，這些實驗令人心滿意足：無法說話的動物訴說它認爲它在幹什麼。

有兩個鳥類品種應付危機的例子。小體型的鳥在寒冷冬夜，往往會凍死，這是殘酷的現實。在康涅狄格州的冬天，我常常在家居附近撿起夜間死去的麻雀，知更鳥等等。之後會討論生物如何因爲應付捕食者而隱態或是惹人注目。



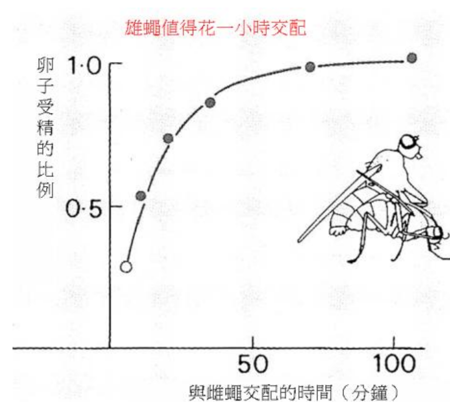
邊際值定理 marginal value theorem。邊際值定理是處理覓食空間的定理。假設動物通常從家中，鳥巢，躲藏點，巢穴等等地點出發，去到另一地點尋找食物。動物可以選擇那一個覓食地點。

長途跋涉才到達覓食的地盤，開始積累表示邊際收益遞減的覓食曲線。留在地盤的時間越長，覓食更難，因爲地盤的食物越來越少。圖片的 X 軸是時間，分爲跋涉時間和覓食時間，並在開始覓食時積累得益，可以劃出得益曲線。直軸是某種類型的得益，可以是食物，可以是配偶，又假設與適合度有關係。Rick Charnov 是我唸研究生時的同學，他設計這張聰明的圖形，利用幾何方法解答何者最優的問題。

看看圖形的時間計量，問題是在什麼時候應該停止在這地盤覓食，走到另一處？想像從這軸心劃出所有可能的線路，曲線的切線有最大斜度。

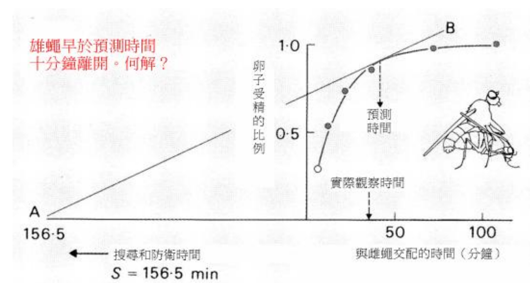
在所有可能的線路中，有最大斜度的切線是極限。超出這切線不可能找到食物。切線定出動物在地盤的生態限制之下可以積累食物的速率。這斜率是 Δy/Δx。Δy 是覓食每時間單位得到的回報，因此，切線是每時間單位得到的最大回報。這只是幾何，沒有任何方程。

想像你走過阿爾卑斯山的野外，有一些奶牛在放牧，看到在兩個生物學家蹲下來檢查一堆牛糞。這是我和另一位生物學家 Geoff Parker。



只有有一堆牛糞，糞蠅很快進入，不用一分鐘，雄蠅會發現雌蠅，與之交配。問題是雄蠅應要痴纏多久就離開雌蠅，再找第二春？這是可以計算的：如雄蠅留下來，雌蠅有多少後代可得到受精。這開始看來很像是邊際值定理的問題。

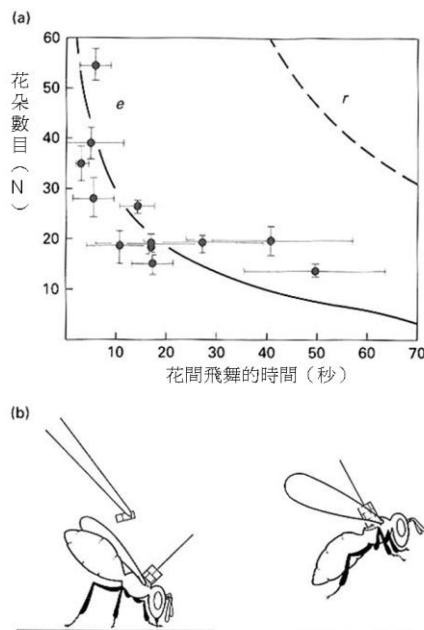
直軸是直接回報，是生物性邊際值定理的最純粹形式：找到伴侶授精。



有趣的是雄蠅比預期離開的時間提前了十分鐘。這實際上是減少或分散風險的方法。雄蠅無法預測何時有新鮮牛糞砸在地上，吸引雌蠅蜂擁而來。雄蠅要花些時間尋找，希望是第一名到達，可以獨霸最優秀的雌蠅。因此雄蠅比這項分折得出的答案提早十分鐘離開，只是爲了對沖第一位到達牛糞的問題。

實際上，這個問題幾乎可以量化。當然，這是測量一些非常奇怪的事物。生物學家坐在那裡，拿著秒錶，看著牛糞砸在地上；這是完全可分析的問題。

這是邊際値定理應用在找配偶的問題。來另一個蜜蜂實驗。這是由 Paul Schmid-Hempel 設計的，他是非常聰明的瑞士生物學家。他建立一個模型，可以預測蜜蜂在花間飛行多長時間才回到蜂巢。

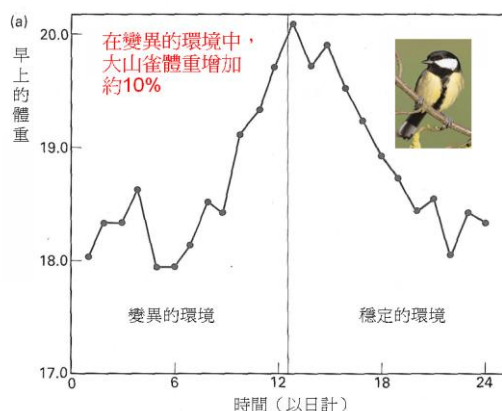


他設計了兩個不同計量模型，合併在(a)圖，這是蜜蜂在花間飛行時間和飛回蜂巢前採花數目之間的關係。模型（一）計量 *r*，即是每分鐘的熱能，這是通常的速率。邊緣値定理以熱能計算收益曲線，即是計算每分鐘的最大熱能。

Paul 想到還有一個適合度計量，計算 *e*，即是每消耗一個熱能單位可以得到多少熱能。兩個模型得出頗爲不同的預測。他要操縱模型，在蜜蜂背上貼上少許粘絲，增加小小重量（見 b 圖）。他於是可以操縱一系列的實驗：一些不加重量，一些加少許，一些加多多。

圖中的數據看來是蜜蜂透露它們覓食時使用的適合度計量。這是非常聰明的實驗。行爲生態學的實驗可以精確地限制動物的決策，讓它們給出答案。

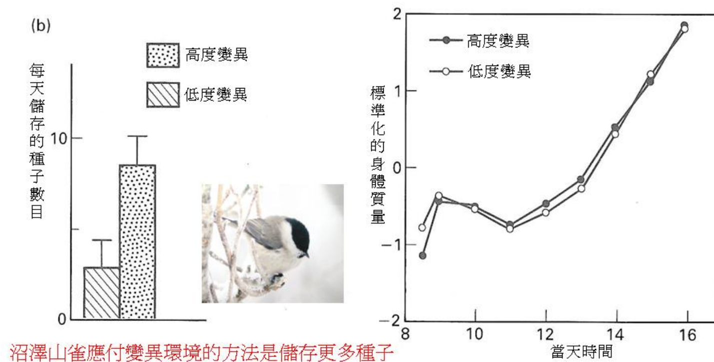
我跳過了數學模型的所有細節，這是研究生課程。重要的是大家知道可以做實驗讓動物透露實際上採用什麼適合度計量。



對應付危機的問題，有兩個論點。這是小鳥渡過嚴冬的實驗。這是歐洲大山雀，實驗是在鳥舍內進行，是可以操縱變化的環境。

實驗開始時，經實驗者操縱，食物供應沒有可預測的時間。食物供應變得不可預測，山雀開始發胖。這有幾個有趣含意。鳥類一般不喜歡長胖，鳥類長胖是因爲感覺到食物供應變得非常難以預測。

實驗有控制點，切換到穩定的食物供應，環境變得正常和可預測；山雀鬆弛下來，體重減輕，約而回復正常體重。所以這是鳥類的一種處理方式。



沼澤山雀應付變異環境的方法是儲存更多種子

還有另一種處理方式。黑頭的沼澤山雀體型較小，實驗環境的變化程度可操縱。無論變化程度是高是低，沼澤山雀都沒有改變體重，只是盡可能在日間增加體重。

在這個緯度，冬季下午四時已變得黑暗，沼澤山雀的體重在這一刻達到高峰。留意第二天早晨體重打回原形。沼澤山雀應付漫漫冬夜的辦法是存儲種子，如果環境有高。度變異，山雀會儲存更多種子。

兩種山雀有密切的親屬關係，有趣的是各自的應付方法似乎沒有親緣成份。大山雀決定增肥，隨身攜帶；沼澤山雀決定要儲存種子。這可能是與被捕食的風險有關。要擺脫捕食者，漂亮苗條比又大又肥飛得更快。

警戒色

捕食行為對獵物有什麼後果？警戒色是其中之一，即是獵物的膚色是會毒害捕食者物品的顏色，以顏色警告捕食者。

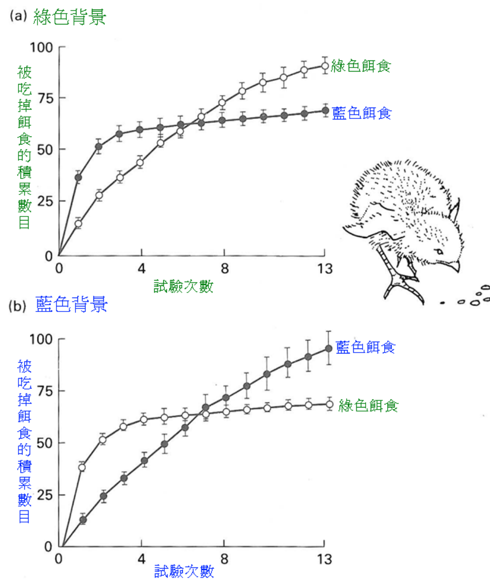
若是把一堆火腿三文治放在食堂，其中五份有氰化物，為了讓人們知道這些三明治有毒，應該放置大大的警示標籤，寫著：「不要吃。」這就是警戒色。



拿起一條有警戒色的千足蟲，左右搖晃，它會放出苦杏仁氣味。這是絕對安全，只是嗅到千足蟲放出的氰化物，不足以傷人。拿起和搖晃千足蟲是絕對安全，但可能會為可能傷及無脊椎動物的神經系統而感到內咎。千足蟲會放出氰化物，氣味像苦杏仁。



帝王蝶毛蟲從乳草取得強心配醣體（强心苷），鳥類吃下會引起心律過速，甚至致命；份量對人體也有影響。



這些事情可以做實驗證明。以不同顏色的餌食喂食小雞。餌食染成綠色或藍色，都用奎寧浸泡。小雞不喜歡奎寧的味道。綠藍餌食分別放在綠色背景和藍色背景。從圖片可以看到小雞一直吃掉與背景顏色一致的餌食，開始避開那些與背景顏色有差異的餌食。學習要一些時間。小雞不喜歡這些東西的味道，不過避開了那些最容易看到的餌食。

侵略性擬態



如果不是令人厭惡，又不想被吃掉，有另一種適應方法。天擇往往會改變生物的形態，別人很難辨認。圖片是哥斯達尼加的天蠶蛾。留意圖片中央的淺色「樹葉」，左邊是頭部，右邊是翼，中間長長的是翅脈。

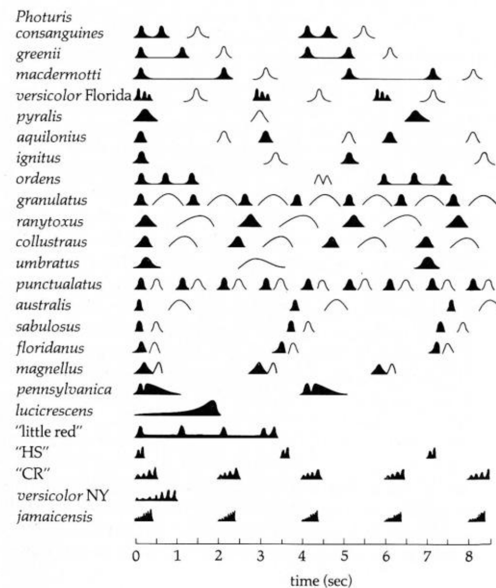
[213] [214] [215]

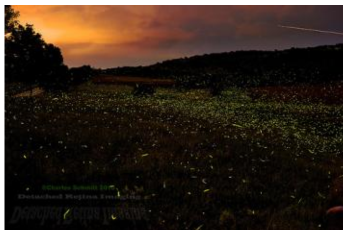
有些生物的偽裝是非常精確，象枯葉或其他東西。我最喜歡的螳螂看起來像花瓣，守花待蟲，很討厭。這是**侵略性擬態** aggressive mimicry。

另一個侵略性擬態的生物是螢火蟲。螢火蟲是甲蟲，不同品種發出不同的光信號，各有不同模式（下圖是不同螢火蟲品種發出的光信號）。

---

[213] http://images.nationalgeographic.com/wpf/media-live/photos/000/006/cache/praying-mantis_670_600x450.jpg
[214] http://www.finiteinsight.com/redmantis/plumAB_black_hiweb.jpg
[215] http://mongabay.org/images/honduras/fauna/insects/Mantis_01.gif



[216]

[217]



螢火蟲在夜間飛行，看到信號，以爲是同種，過去看看，可能是意中人。這一切只是正常的交配行爲吧。

只有雄性才會發光，等待回應；回應者可能是雄性，雌性，甚至是其他品種。有些品種模仿另一品種的光信號，被雌性螢火蟲看穿了把戲，以模擬的信號回應，冒牌課飛過去，被一口吃掉。雌性螢火蟲攝入熱能，在某些情況下，還攝入防禦性的化學物質，保護免受鳥類，蝙蝠和蜘蛛的侵襲。

[218]

[219]

[220]

[216] http://farm5.static.flickr.com/4016/4670276031_f6bd1bab0c.jpg

[217] http://www.animalwebguide.com/Firefly-3.jpg

[218] http://www.livingreefs.com/attachments/3053-blackspot-cleaner-wrasse-scan0046.jpg

[219] http://www.fishchannel.com/images/fish-news/cleaner-wrasse-eel-500.jpg

[220] http://www.islandream.com/photos/blenny0808a.jpg

侵略性擬態是頗爲普遍，有幾個例子是趨同演化。童年時，我最感興趣的是劍齒鮎魚（圖 8）。有一些清潔瀨魚可以進入大魚的嘴裡清理寄生蟲（圖 7）；大魚從演化中學會這是對己有益，學會放鬆。巨大的石斑魚和梭魚張開開嘴巴，讓小魚進來替它們擦牙。

劍齒鮎魚（圖 6）模仿清潔瀨魚的顏色和行爲方式，模仿清潔瀨魚的 S 型舞蹈。大魚看到這樣的小魚來了，就會放鬆。劍齒鮎魚乘機咬掉大魚一大塊鰓，逃之夭夭。就是這些東西令達爾文想到演化令世界充滿著利用一切可能機會的生物；侵略性擬態是很好的例子。

「鵲巢鳩佔」



捕食、寄生和擬態都和杜鵑鳥（布穀鳥）有關。杜鵑以毛蟲幼蟲爲食，土地使用殺蟲劑，杜鵑就會跑掉。杜鵑類似煤礦中發出警號的金絲雀。如果棲息地以前有杜鵑，現在聽不見了，這意味著密集農業已經消滅全部毛蟲。杜鵑鳥四周找尋別些鳥類的鳥巢，進入鳥巢產下鳥蛋，例如上圖的知更鳥鳥巢。杜鵑有整套發育計劃，讓杜鵑幼鳥孵化早於宿主的幼鳥。

發育計劃第二步是這剛剛孵化的小鳥竟然有足夠的肌肉協調性和複雜行爲，把其他鳥蛋推出巢外跌在地上，讓自己獨霸天下。杜鵑幼鳥有非常有效的攝食行爲：總是張開嘴，發出所有形態和行爲訊號：「餵我，餵我，餵我。」被蒙騙的代父代母辛勤餵飼幼鳥，長大後原來是杜鵑鳥。

宿主爲什麼不扔走杜鵑的鳥蛋？兩個物種的鳥蛋有時候看起來很相似，有時不近似，這取決於宿主和杜鵑是那些品種。

眼前所見的現象，我認爲有兩個原因，但依然不足以充份解釋。一個原因是「源」和「匯」的區別。宿主的適應追不上杜鵑，因爲被寄生的鳥巢是宿主的「匯」，而沒有寄生的鳥巢是宿主的「源」。大多數「源」是來自沒有杜鵑寄生的鳥巢。如杜鵑曾入侵，宿主已經沒有下一代。因此，適應的是沒有杜鵑的「源」，不是「匯」。

還有另外一個問題。若是開始演化出把異類鳥蛋推出鳥巢的行爲，還不是十分精準時可能犯下嚴重錯誤，誤殺了自己的鳥蛋。這種行爲必須精湛和熟練，必須跨過這門檻，才會有所得益。在這之前，練習是成本昂貴的行爲。

宿主沒有趕走杜鵑鳥蛋的另一原因，是因爲杜鵑可能轉移目標，找另外的冤大頭。可能杜鵑一百年來寄生於知更鳥的鳥巢，知更鳥可能慢慢開始演化出一些辦法應付杜鵑，到時杜鵑開始轉換宿主了。

杜鵑鳥這樣做已經有一段時間，在棲息地不同物種之間走動，總是先走一步，因為它們的演化總是稍稍超前宿主。這個過程是很難觀察。

從上圖可見，鳥蛋模仿不是很精準。這個杜鵑鳥的品種，可能較為近似其他宿主物種；有些品種更近似知更鳥。這可能是另一種合適的物種。即使鳥蛋模仿不是很精準，令人費解的是為何宿主不扔走更多杜鵑蛋。這是有趣的問題。

獸群狩獵



現在談談獸群狩獵。這情況很有趣，一方面是可以量化覓食風格的好處，也可以以量化角度來看，動物是否為本身做到最好。研究獸群狩獵，也解答了動物應該集體生活的整個問題。人類是集體生活和狩獵的靈長類動物，所以這有趣事情值得我們思考。

當個體加入集體，是作出非常基本的決定：即使要分享食物，集體協調狩獵的得益還是值得的。除非是非常有信心的領導者，一般參與集體狩獵是要分享食物的。狼，土狼，非洲狩獵犬和鬣狗獨自捕獵小獵物，但集體追捕大獵物。在北極的 Ellesmere 島，狼獨自狩獵田鼠和小鼠。



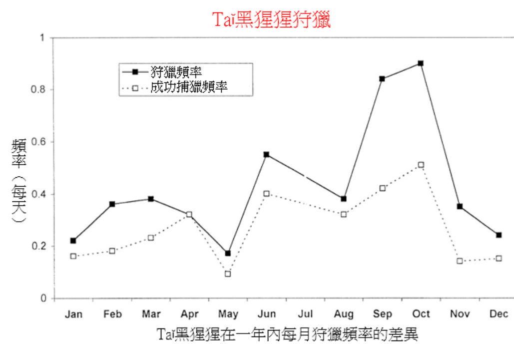
如果決定解決像麝牛這樣的龐然大物，就會組織狼群，協調分工，各有角色。當然，麝牛有應付措施，也組成集團，形成保護圈，全部朝外對狼對峙[221]；麝牛的銳角是保衛自己的武器。每隻非洲狩獵犬約重 50 至 75 磅，但五，六隻可以合力殺死體重五百磅的斑馬。有趣的是非洲狩獵犬懂得因應獵物的體積而選擇單獨或集體狩獵。

土狼，非洲狩獵犬和鬣狗的行為一致相同。非洲狩獵犬一般捕食小鼠或鳥等等，但實際上可以狩獵斑馬。

現在看看黑猩猩的血淋淋行為。黑猩猩用調味料，帶一點點香料的雜草。（譯註：教授講課在這一刻播放錄像。）

Christophe Boesch 是靈長類學專家，自 1979 年來長期在象牙海岸的的 Taï 國家公園研究黑猩猩。我在 1989 年到他的研究站與黑猩猩共進午餐，當時是吃水果，不是吃疣猴。當時有六十頭猩猩，後來因為埃博拉病毒和偷獵只剩下一隻雌性猩猩。現在有了新的群體，大概十五至二十隻。

[221] http://t0.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcTbniPOs7hB470e5V7vcy2ZyNdk_Isj4OTZkg4rSJtajQm3tkmqovZwcmG24Q



Taï黑猩猩在一年內每月狩獵頻率的差異

分析黑猩猩爲何選擇集體追捕狩獵。增加的得益必須多於成本：成本就是「分享食物」。黑猩猩只在雨季集體狩獵。在乾旱季節，它們敲碎堅果。這些黑猩猩實際上有文化，教導後代如何用錘子和鐵砧敲碎堅果。在象牙海岸某河流西部是這樣的情況，在非洲其他地區不是如此。在九月和十月，黑猩猩頻繁出動狩獵，二月沒有那麼頻繁。我在二月去到，很幸運能看到一次集體狩獵。

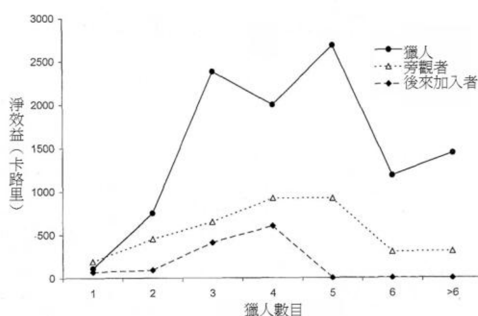
在Taï，Gombe和Mahale黑猩猩集體狩獵的傾向。
表列顯示觀察所見每次狩獵的最高組織水平。

	單獨狩獵	集體狩獵	協作
Taï	52 (16%)	274 (84%)	211 (77%)
Gombe	55 (64%)	31 (36%)	6 (19%)
Mahale	14 (28%)	37 (72%)	0 (0%)

Taï黑猩猩（1984-94年）：狩獵小組規模對捕獵成功和狩獵時間的影響

獵人數目	狩獵 次數	狩獵 （%）	成功捕獵 （%）	狩獵時間(分鐘)	協作 （%）
1	52	16	17	4.6	0
2	70	21	26	8.9	47
3	70	21	53	10.6	74
4	58	18	69	13.9	93
5	40	13	63	18.1	90
6	18	5	61	30.7	100
+6	18	5	89	38.5	100

如成功捕獵是集體小組成員數目的函數，以上列表是三處地點的研究數據：Boesch 在 Taï，Jane Goodall 在坦桑尼亞的 Gombe，Mahale 在日本。從列表可見越多黑猩猩參與集體狩獵，狩獵越可能有收獲，狩獵時間越長，協作程度越高。這是團隊行爲，成員各有角色，學會發揮團隊作用，學會有利團隊的行爲，這樣團隊有更大成功。



如狩獵成功是團隊規模的函數，可以看出五名成員團隊的淨效益（直軸）是最高。淨效益是以熱能計算。這是運動生理學的計算方法，可以計算不同體型的疣猴有多少卡路里。疣猴是黑猩猩的獵物。如團隊有多於五名成員，效益不是很多，與旁觀者相比，效益幾乎相同。後來才加入團隊的後來者一般都得不到什麼油水。

這一次狩獵由隊中最年長的雄性猩猩 Brutus 帶領，負責攔截。它有幾項創新的戰略。

黑猩猩集團經常和鄰近的集團競爭。Brutus 想通了：作爲弱勢集團，面對強大集團時，例不如跑到邊境叫罵。對方走過來，Brutus 命令本身團隊安靜下來，然後雄性猩猩從後包抄，俘虜對方陣容的雌性猩猩，造成混亂。這樣的偷襲往往能夠打敗規模較大的鄰近集體。試想這需要多少戰略思維才想去這樣的戰略。Brutus 是聰明的傢伙。

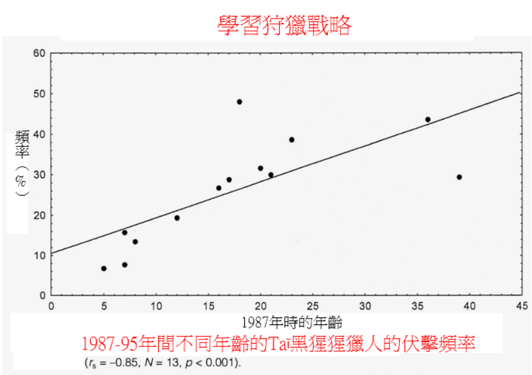
Macho 挑戰 Brutus 的領導雄性地位。Macho 參加集體協作的狩獵。要進入權力平台，首先要懂得合作。Rousseau 是旁觀者，少有參加集體狩獵；它之前被豹子襲擊，陰囊有一半被撕掉，還可以活下來，太不可思議。

成功捕獵後獵者依角色的肉食攝取量			
戰略	次數	食肉數量（時間以分鐘計）	霸佔食物數量（吃食和分享時間）
旁觀者	314	27.8	32.2
捕手*	139	58.6	85.4
追逐者	181	24.2	31.5
狙擊手§			
半預測功能	86	27.3	35.5
全預測功能	70	44.8	61.8
雙預測功能	17	54.3	84.8
＊成功狩獵後，捕手，追逐者和狙擊手的次數包括在捕手名下。			
§獵手的預測功能分爲三類。			

以上列表是獵物的分配。旁觀者往往是雌性，往往在捕獲獵物後半小時才吃肉，捕手通常得到最大份。有趣的是有多少被分享。

狩獵行動很有趣，可以分類爲「半預測」的原始，不是非常協調的追捕；「全預測」是一頭黑猩猩成功預測疣猴往何處去，趕上去阻截；「雙預測」更是複雜。列表顯示吃肉數量是根據追捕的複雜程度而提升。

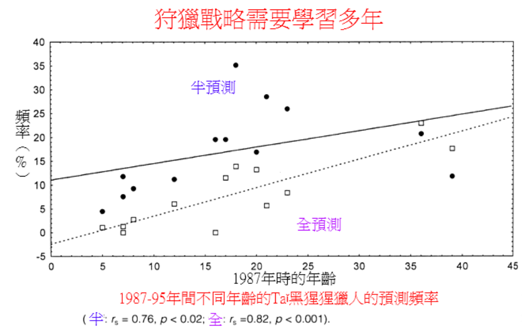
黑猩猩爲了要隸屬集團而交稅，納稅是就是通過分享獵物，預期願意爲了團體利益而放棄個體利益。還有另一件事：旁觀者的獎勵是以「性」交換食物。似乎稅收和賣淫都存在於黑猩猩集團。



學習狩獵戰略

1987-95年間不同年齡的Taï黑猩猩獵人的伏擊頻率
($r_s = -0.85$, $N = 13$, $p < 0.001$).

黑猩猩是怎樣學習？不同年齡的獵人有什麼伏擊的頻率？伏擊是頗爲複雜的戰術。這不是很複雜的大集團狩獵，但這跡象表明小黑猩猩有學習如何狩獵。圖片的橫軸是年齡，直軸是伏擊的頻率。小猩猩五歲才斷奶，開始參與狩獵，到了青少年時期才認真參與。到了三十五歲真正達到高峰。成爲有效獵手需時約二十多年學習。這是相當驚人。



狩獵戰略需要學習多年

1987-95年間不同年齡的Taï黑猩猩獵人的預測頻率
(半: $r_s = 0.76$, $p < 0.02$; 全: $r_s = 0.82$, $p < 0.001$).

如把狩獵行爲分類爲「半預測」和「全預測」，從圖片可見狩獵中的全預測行爲是較低，需要很長時間才追上半預測行爲的頻率；需要很長時間狩獵行人才會成熟。

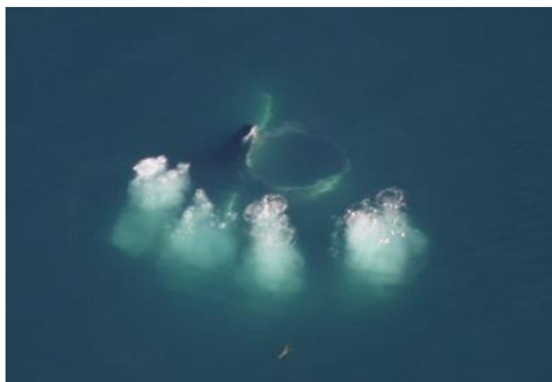
總結覓食和狩獵涉及的行爲，講座提出兩個範式。其一是邊際値定理，是關於應該如何決定何時停止在一個地點狩獵，什麼時候在一個地點停止交配，出走到另一個地方尋找食物或交配；在新地盤有一段距離的空間情況下，這定理是成立的。

另一個範式是個體狩獵與集體狩獵的成本效益分析：不同狩獵行爲有多少熱能收益。生物的本效益分析不是很精準，但事實證明是越來越接近最佳收益。

這指出狩獵基本上是微觀經濟學，是非常短期的自私行爲。集體狩獵看起來似乎不是那麼自私，但以熱能獎勵來看是相當自私，看起來是長期自私。分享食物有助穩定關係，得益是未來日子的狩獵和性機會。

（譯註：黑猩猩這部份的內容，教授取材自 Christophe Boesch 的兩篇年文章。請參見以下附錄中譯本〈昏暗的森林，聰明的黑猩猩 *Dim Forest, Bright Chimps*〉和〈TAÏ 黑猩猩的協調狩獵角色 *Cooperative Hunting Roles among Taï chimpanzees*〉。）

集體狩獵除了黑猩猩的複雜戰略思維例子，還有座頭鯨的泡泡網。


[222]



[223]

座頭鯨在阿拉斯加和南極洲附近集體尋找鯡魚魚群。媽媽鯨潛到魚群之下，不除不疾繞圈，讓鼻孔噴出的空氣泡圍繞著鯡魚形成泡泡網。

此時，她的複雜通話行爲發出一些小信號，整個鯨魚家族俯衝而下，到了魚群之下再一起升上水面，齊齊張開嘴巴撈捕鯡魚；一次集體活動可以把兩、三噸鯡魚魚群一掃而空。五、六尾鯨魚彼此一起行動。

其他物種有非常有趣的例子，似乎有複雜的認知能力和良好信號，學習這些相當複雜的行爲。我認爲黑猩猩狩獵是最有趣的例子，可是頗爲血腥，希望各位享受午餐。

---

[222] http://www.dosits.org/images/dosits/BubbleNet_HBW_GulfofMaineProductions_400.jpg

[223] http://imagecache5.art.com/p/LRG/31/3166/DFOGF00Z/ralph-hopkins-a-group-of-humpback-whales-bubble-net-hunting-and-feeding-together.jpg

附錄

昏暗的森林，聰明的黑猩猩：在象牙海岸的雨林，黑猩猩以協作狩獵和原始工具面對生命的挑戰

Dim Forest, Bright Chimps：In the rain forest of Ivory Coast, chimpanzees meet the challenge of life by hunting cooperatively and using crude tools

作者：Christophe Boesch, Hedwige Boesch-Achermann

原文發表在美國大自然史博物館《博物史 *Natural History*》，1991 年 9 月號。

象牙海岸（科特迪瓦）的 Taï 國家公園，1985 年 12 月 3 日。擂打樹木聲，吠聲，尖叫，黑影似的黑猩猩急於穿越叢林，急於加入其他黑猩猩的圈子。這個有七十名成員的圈子以 Brutus 爲首，此刻它滿懷自豪和自信，筆直站著，一手抓住嚇壞了的紅疣猴。接下來，它開始在黑猩猩群中游走，緊隨其後的是它的寵妃和其他雄性追隨者。它似乎在品味這一刻無爭議的優勢，在高樹冠狩獵的高潮。勝利不是它的個人光榮。捕捉這些猴子，合作是必不可少。Brutus 會肢解獵物，和參與狩獵的雄猩猩以及全部雌猩猩分享。猩猩分得食物，會多多少少和子女，親戚和朋友分享。

1979 年，我們開始長期研究在 Taï 國家公園未爲人知的黑猩猩群，公園有 1600 平方英里的熱帶雨林。在這之期，我們最感興趣的是黑猩猩，利用大自然的鎚子，樹枝和石頭，打碎產量豐富的五種硬殼堅果。海獺躺在背上，用石頭鎚打鮑魚殼，是熟悉的畫面，但從來沒人見過靈長類動物在野外以石塊作爲鎚子。Jane Goodall 數十年來研究坦桑尼亞 Gombe 的東非大草原黑猩猩，用樹枝從巢穴抽取螞蟻和白蟻，從蜂窩抽取蜂蜜，但從來沒有見過黑猩猩懂得用鎚子。

隨著研究工作開展和證據積累，我們驚訝於生活在 Taï 森林的黑猩猩，與稀樹草原遠親的生活方式有多方面不同，兩個種群的不同狩獵方法最耐人尋味。Goodall 發現黑猩猩捕獵猴子，羚羊和野豬；日本生物學家 Toshida Nishida 在 Gombe 以南一百二十英里的 Mahale 山區長期研究，也有同樣的觀察，所以 Taï 的黑猩猩也吃肉並不是意外發現。我們感興趣的是黑猩猩狩獵時有多大程度的合作。1953 年，Raymond Dart 提出集體狩獵和合作是智人演化的關鍵因素。這論點後來已大幅度修正，集體捕獵也見諸一些聚居的食肉動物（例如獅子和非洲野狗），甚至一些捕食鳥類。儘管如此，許多人類學家依然認爲合作狩獵和分享食物，在一百八十萬年前早期人類發展如此典型的人類社會制度曉，發揮了核心作用。

我們希望，了解森林黑猩猩的行爲有助了解當時人類進化的當前理論。在開始之前，我們要使到黑猩猩叢落熟悉我們的存在。長長五年過去，我們才能夠陪同它們每天上路穿越森林，「我們的」群聚大概有十二平方英里的地盤。黑猩猩是清醒和害羞的動物，在樹高六十五英尺雨林的有限視野發現它們更加困難。我們必須依靠聲音，主要是它們發聲和擂打樹木。雄猩猩往往在穿行森林時擂打發哮，猩猩接近巨大的支撐樹時，全速飛越，手腳並用打反復擂打。

擂打聲在森林迴盪，可能超過半英里。開始時，我們不知道黑猩猩如何走動和誰有擂打，往往不知所措。最終我們了解到，雄性領袖在白天擂打，讓其他成員知道走動的方向。但是在某些日子，只有黎明時份一些間歇擂打聲是整天的唯一信號。如當時我們遠離聽不到，往往只有猜測。

在這些艱難的早期日子，黑猩猩的特性習慣救了我們：打碎堅果是嘈雜的行爲，以至在法國殖民統治的初期，官員甚至提出理論，認爲有一些未知部落在不可穿越和危險的叢林中擂打鐵器。

黑猩猩打碎堅果，往往花上幾小時；我們追隨這些聲音，逐漸能夠來到黑猩猩的六十英尺範圍。當時很少看到黑猩猩（我們太接近，它們跑掉），但即便如此，在它們碎果之後離開留下的證據說明它們吃什麼類型的堅果，使用什麼種類的錘砧工具；多虧了堅果裂開的非常獨特噪音，我們可以計算打碎堅果要打擊多少次，以及每分鐘可以打開多少堅果。

數月後，我們開始追上黑猩猩，在它們跑掉之前看到幾眼；後來能夠更接近，看著它們工作。黑猩猩從地面收集堅果。一些堅果是較難打碎。Panda oleosa 樹的果實最堅硬，要用上三千五百磅的力度才可以砸開。Taï 黑猩猩使用的石錘從十盎司到四、五十磅的花崗岩塊。但森林中少見有石頭，更不要說在果樹附近隨手可用。通過近距離觀察和在某些情況下模仿黑猩猩處理石錐的方法，我們了解到黑猩猩很有能力在附近找到正確的工具。Taï 黑猩猩能記憶散落在 panda 果樹附近，往往看不到的石頭位置。黑猩猩不用奔波找尋石頭，就可以選用最接近果樹，最適當大小的石頭。這些空間表現的心理能力可以媲美九歲的人類。

要從 panda 堅果取出四個內核，黑猩猩用錘必須非常精確。一次又一次，我們看到黑猩猩把二十磅石頭高舉過頭，強力敲打十幾次，然後使用錘子，從四英吋高轉用輕力敲打，最後折斷一樹枝挖出小片內核。有趣的是，雌猩猩比雄性更頻密打碎 panda 堅果；使用工具的性別差異，森林黑猩猩似乎比草原黑猩猩較爲明顯。

經過五年實地考察，我們終於能夠近距離追蹤黑猩猩，漸漸洞察它們的狩獵方式。一天早晨，我們跟蹤一組六頭雄性黑猩猩巡邏了三小時，進入了北部別的黑猩猩的地盤。（有五組黑猩猩均勻分佈在 Taï 森林。）這些入侵行動似乎是每月一次，似乎是爲了防衛領土；黑猩猩完全禁聲，保持警惕，留意有沒有麻煩。一旦巡邏結束，回到自己的邊界，黑猩猩轉移注意力到狩獵猴子。猴子是森林裡數目最多的動物，多個品種一般以大規模群體出現，森林的十種猴子更容易成爲黑猩猩的食物。黑猩猩最愛吃紅疣猴，紅疣猴行動相對緩慢，體重近三磅。（羚羊也生活在森林，但我們在 Taï 的十年，從來沒有見過黑猩猩捕捉，甚至追趕。與此相反，Gombe 黑猩猩有時遇上小鹿，也會抓住機會。）

這六頭雄猩猩默默地走動，凝視著植被，不時停下來監聽猴子的聲音。沒有一頭猩猩進食或照護自己。我們貼近跟著 Falstaff，因爲它完全容忍我們，是最敏銳，最有經驗的獵人。即使 Falstaff 留在後方，它控制步伐節奏；每當它停下來，其他黑猩猩停下來等它。三十分鐘後，我們聽到了猴子在樹枝間跳躍的明確無誤噪音。黑猩猩默然無聲望向樹冠。這時，一頭黛安娜猴

發現了它們，發出警報訊號。黛安娜猴非常警覺，跑得快，體重只有疣猴的一半。黑猩猩很快放棄了，繼續搜索更容易，更多肉的獵物。

不久之後，我們聽到紅疣猴的特徵咳嗽聲。突然，二十歲的 Rousseau 和 Macho 突然行動起來，奔向咳嗽聲。Falstaff 似乎很吃驚它們的輕率，但片刻猶豫後，他也跟著跑。森林充斥著黑猩猩的狩獵吼叫和猴子的尖銳警號。我們趕忙跟上 Falstaff，看著它爬上附近的大樹。Falstaff 的地位，連同附近的壯年 Schubert 和 Ulysse，有效地封鎖了三隻猴子的可能逃生路線。十八歲的 Kendo 最沒有狩獵經驗，守在另一株樹上，完全不靠近任何逃走路線。猴子趁著 Falstaff 延誤和 Kendo 的錯誤，很快逃之夭夭。

六頭黑猩猩繼續前行，五分鐘內又聽到另一群紅疣猴。這一次，黑猩猩謹慎走動，不慌不忙，專注在樹冠找尋猴子，猴子還沒有意識到危險臨近。Macho 和 Schubert 選擇了兩株相鄰，滿是猴子的大樹，開始非常安靜地攀登，很小心注意不要移動任何樹枝。與此同時，其他四頭黑猩猩封鎖了預期的逃生路線。Schubert 爬到一半時，猴子終於發現了兩個魔星。看著疣猴恐慌地四散東西，我們想到黑猩猩的科學名稱 Pan 是何等適合：稍有一些想像力，逃跑的猴子可以是因爲 Pan 突然出現而四處逃跑的牧羊人；Pan 是希臘神，主管樹林，牧羊人和他們的羊群。

猴子向著預期的方向逃跑，Macho 和 Schubert 緊跟在後，大聲狂叫。兩隻小疣猴試圖逃跑，跳到樹冠下的樹木。在地面守望的 Rousseau 和 Kendo 加快爬上樹，試圖抓住小疣猴。小疣猴體重只有黑猩猩三分之一，設法跳到下一株樹，較幼的樹枝不能承擔捕食者的重量。Falstaff 胸有成竹，早已在此等待。一手捉住了小疣猴，一咬脖子就沒命了。黑猩猩匆忙回到地面集合，Falstaff 開始進食，又和 Schubert 與 Rousseau 分享。一隻小疣猴沒有什麼肉，而這一次不是所有黑猩猩都有分成。失意獵人很快就開始另一次狩獵，很快恢復平靜：由幾頭黑猩猩在本身地盤邊界附近狩獵，其刺激情況遠遠及不上有更多成員參與的大狩獵。

到目前爲止，我們觀察到約二百次猴子狩獵，結論是成功狩獵需要最少三個有決心的獵人合作行動。單獨或成對，黑猩猩的成功率不到 15%，三，四成群，成功機會過半。黑猩猩似乎深明此道，狩獵有 92%是集體行動。

Gombe 黑猩猩也狩獵紅疣猴，但集體狩獵的比例要低得多：只有 36%。Goodall 觀察到，Gombe 黑猩猩即使是集體狩獵，戰略是不同的。當 Taï 黑猩猩圍捕猴子，獵人經常悄悄地分散，通常在彼此視線之外，但彼此知道個別位置。隨著狩獵進展，它們逐漸接近，包圍獵物。

這樣的行動要求在任何時候，每頭黑猩猩與其他獵人協調，也要配合獵物的行動。協調狩獵佔 Taï 黑猩猩行動的 63%，只佔 Gombe 黑猩猩 7%。Goodall 描述 Gombe 黑猩猩在狩獵時，通常會一起走動，直至到達有猴子聚集的樹木。黑猩猩開始攀爬附近的樹木，各自追逐不同的目標。Goodall 得到的印象是 Gombe 黑猩猩以同時發動各自的狩獵，令獵物無所適從而提高成功率；我們的印象是 Taï 黑猩猩的成功歸功於它們自我組織。

Gombe 和 Taï 的黑猩猩爲何發展出如此不同的狩獵戰略，確實難以解釋，我們計劃在 Gombe 花一些時間，希望找到答案。在此期間，僅僅存在有這些分歧可能已足以改變我們對人類進化的了解。目前大多數公認的理論認爲在三百萬年前，在縱谷以東的非洲有劇烈氣候變化，茂密森林變成開放和較乾燥的棲息地。我們的祖先要適應在這些新條件下生活，據說演化變成合作獵人和分享捕獲的食物。這想法的支持者指出，在坦桑尼亞，肯尼亞，南非和埃塞俄比亞發掘的早期人類遺址，發現的植物和動物殘骸顯示當時的乾燥和開放環境。現今大多數非洲猿猴住在縱谷之西，許多人類學家認爲這是進一步支持這觀點的證據，即是環境改變使得人猿和人類的共同祖先其進化路線是不同於留在森林的親屬。

不過，我們的觀察提出另一思路。生活在密集，昏暗森林的行爲，其複雜程度是高於我們一般的認知：與稀樹草原的親戚相比，Taï 黑猩猩在狩獵和使用工具方面更爲複雜。Taï 黑猩猩使用工具有十九種方法，製造工具有六種方法；相比之下，Gombe 黑猩猩只有十六種用途和三種製造方法。

我的人類學家同事告訴我，發現黑猩猩熟練使用石錐令他們以新觀念來看待出土的石器。雌性 Taï 黑猩猩在使用工具方面發揮重要作用；在人類進化過程中，開發了許多有人類物種特徵的複雜操作技巧，婦女可能同樣發揮了決定性作用。

Taï 的母親黑猩猩似乎通過積極教導後代，把本身的專業技能傳承下去。我們曾經觀察到母親向幼兒提供石鎚，然後在它們遇到困難伸出援手，包括仔細示範如何放置堅果或正確把持石鎚。從來沒有觀察到 Gombe 黑猩猩有這樣的行爲。

同樣，很長一段時間以爲食物分享是人類獨有的行爲，但這似乎較常見於森林黑猩猩。Taï 黑猩猩母親和幼兒分享的堅果高達 60%，至少一直等到它們長到六歲，變得十分嫻熟。黑猩猩也分享利用工具取得的其他食物，包括蜂蜜，螞蟻和骨髓。

Gombe 母親較少分享食物，即使是本身的幼兒。Taï 黑猩猩比 Gombe 親戚更頻繁分享肉食，有時分割和送出一大塊，有時乾脆讓乞丐搶食。黑猩猩和原始人類祖先之間的任何比較，只有暗示意義，不是定論。但我們的研究使我們相信，人類形成的進程可能與乾燥環境無關。草原生活甚至可能推遲這進程；許多人類學家已經深深留意到，一些原始人相關的遺物，如手斧，在奧杜瓦伊年代 Olduvai age 首次亮相後，其後的改變是如此緩慢。

我們是否有時間去發現這些森林黑猩猩更多有關狩獵戰略的方面或其他尚未被發現的能力？爲了向西方世界提供熱帶木材和咖啡，可可和樹膠這些產品，非洲熱帶雨林及其居民面臨滅絕的危險。象牙海岸已經失去原有森林的 90%，餘下的不到 5%可視爲原始。氣候發生了巨大變化。從撒哈拉吹來的寒冷乾風，自 1986 年以來，每年都吹襲 Taï 森林；以前沒有這樣的事情。降雨已經減弱，在我們的研究區域，所有小溪現在每年都有幾個月是乾旱的。

此外，黑猩猩與人類在生物學上非常接近，是研究艾滋病和肝炎疫苗所必需。可以利用人工飼養的黑猩猩，但價格是野生捕獲動物的二十倍以上。爲了醫研目的被獵獲的野生黑猩猩一般都

是年輕，母親可能在捕獲時已被槍殺。每有一頭到達傷心目的地的黑猩猩，可能有另外九隻已經死在森林或在路上。從長遠來看，爲了咖啡和可可這些價廉物品而犧牲了黑猩猩，對第三世界國家經濟沒有好處，只是爲森林的無辜受害者帶來痛苦和死亡。我們希望 Brotus, Falstaff 和它們的家人將生存下去，我們和其他人在將來有機會了解他們。但無可否認，現代時代對它們和我們都很不利。（完）

TAÏ 黑猩猩的協調狩獵角色 *COOPERATIVE HUNTING ROLES AMONG TAÏ CHIMPANZEES*

作者：Christophe Boesch

發表於 Human Nature, Vol. 13, No. 1, pp. 27–46

合作是許多人類社會呈現的主要特徵，讓個人獲得自己未能取得的資源，或是與他人共享的資源。不過，目前還不清楚其他動物物種有多少合作；即使有合作的話，這又是如何落實。我們預期只有當合作爲參與共同任務的個人帶來一些好處，種群才會合作。

個體應於何時在狩獵時合作？個體之間的合作演化，可能是通過互利共生，親緣選擇，或互惠關係等等。在互利共生，參與互動者從中得到的收益多於單獨行動，要理解這樣的演化似乎簡單直接。在親緣選擇中，參與者接受集體行動帶來不平等收益，因爲參與者有密切關係。在互惠關係中，每回合只有一兩個參與者有收益，但通過重複彼此之間的相互作用，參與者輪流有收益，最終是參與者之間平均分配收益。作弊是對合作之不斷演化和維護合作的威脅：個體嘗試從他人的行動中獲利，而本身沒有承擔成本。這已被證明是重大問題，因爲理論上作弊比合作更花算。這些模式很少在動物中測試，因爲很難量化每一參與者在全部可能策略中的不同得益。集體生活的動物，狩獵時往往涉及許多個體的聯合行動。

有了集體行動，集團可以制服更大體型的獵物，出動的頻率也高於獨自行事。爲何集體狩獵不是群居動物的常態？參與集體狩獵有什麼得益？在狩獵時，肉食往往分享，沒有參加的個體往往要分一杯羹，減少了獵人的得益。要了解合作的機制和利益，就要計算參與每次狩獵各獵人擔當不同角色的得益。對 Gilgil 狒狒的觀測很好說明這困境。只要領導獵人是集體首腦，定期有狩獵，參與者滿足於掉在地下的殘羹餘屑（狒狒不會故意分享肉食），一切平安無事。一旦領導獵人失去集體首腦的地位，新首腦會偷走前任的所有獵物。前任首腦退出狩獵，其他成員也退出，最終這種群很快不再狩獵。

群居的食肉動物往往協作狩獵；文獻有記載的包括獅子、野狗、鬣狗和狼。在一些食肉動物種群中，無論狩獵集團的規模，個體的食物攝入量呈 U 形分佈：獨行獵人的攝入量最高，最大群體次之。最近的研究表明，個別獅子在狩獵時不是投入相同的能量，可能擔當不同的角色。獅群的規模，往往在研究中是作爲狩獵群組的代理數據，沒有區分獵人和非獵人。這是誤導：在 Etosha，獅群中的雌性參與狩獵，而在 Serengeti，雌性作弊者的數目隨著狩獵的容易程度而增加。分析時算入狩獵的成本會顯著改變收益。因此，取決於當時條件的合作經濟學會決定參與共同行動的個體數量。

個體是如何合作？合作必須有至少兩個個體，它們如何執行合作任務會影響結果，表現也可能受制於認知能力。詳細說明參與者的行動，可以爲合作所需的智慧提出一些重要指標。要區分不同任務是如何執行，我們提出合作任務的行動定義。同樣地，一組個體進行類似行動以完成任務，隨著時日，這些個體會同步協調行動。野狗捕獵斑馬時是從後方包抄，從不同方向追逐，可見行動不僅只是在時間方面協調，也要在空間方面協調；這顯然是更加複雜的協調。

多個個體執行不同但互補任務以實現目的，這就是協作。集體行動需要至少兩個個體一起行動；在這種情況下，個體必須在一定程度上考慮另一個體的做法。協作需要個體之間進一步相互理解，因爲在這種情況下，各自執行不同任務；要做到這一點，彼此必須考慮對方的行動。因此，合作要求考慮別人的觀點。

人工飼養的黑猩猩已經成功通過協調彼此行動的測試。同樣，大猩猩成功地完成這些協調任務，但卷尾猴很少成功，獼猴和狒狒完全失敗。仔細觀察可以明顯看到，卷尾猴是個別學習這些測試，而且頻繁練習；若是在同一時間各自行動，沒有問題，但卷尾猴從來沒有理解到任務的社會層面，而且從來沒有刻意等待合作夥伴，也沒有同步協調彼此的動作。合作要求做到以上各點，以及理解一己行動之成功要感謝他人的聯合行動。

本文試圖解答兩個問題：黑猩猩狩獵時，在什麼時候合作？群體的成員如何組織合作性狩獵？

狩獵樹上獵物的挑戰

黑猩猩的主要獵物是紅疣猴。這物種大部分時間居住在森林中離地 40-50 米的最高樹木，成年紅疣猴重約 8 至 13 公斤。紅疣猴依靠敏捷移動和在樹間跳躍以逃離獵人。黑猩猩獵人的體重是成體疣猴的四到五倍，因此疣猴可以坐在不能支撐黑猩猩的較小樹幹。

依觀察所得，黑猩猩有兩個方法克服這缺點。首先是選擇在樹冠有中斷或不規則的森林地區才追捕紅疣猴，然後迫使猴子逃向適當方向，讓黑猩猩有機會包圍，增加成功追捕的可能性。在坦桑尼亞的 Gombe 和 Mahale 國家公園，以及烏干達的 Kibale 森林，這似乎是黑猩猩的主要解決辦法。

第二種方法是有協調的集體狩獵，即使在樹冠連綿不斷的森林中，獵人也可以包圍獵物。在象牙海岸的 Taï 森林中，經常觀察到黑猩猩獵人精確協調彼此的行動。這辦法顯然是受到棲息地的限制。森林覆蓋越是連續不斷，獵人要包圍樹棲獵物越是困難，不得不協調彼此的行動。

因此，在樹林中狩獵因爲獵物的能力與獵人不同，也要對多於一個獵人作出反應而變得複雜。在這兩種情況下，如獵人能夠預測獵物的反應，就增加了成功的機會。

在整個非洲的已知黑猩猩種群，都曾觀察到有狩獵行爲。儘管黑猩猩總體傾向捕捉哺乳獵物和吃肉，種群之間是有許多重要差異。在 Taï ，被捕獲的紅疣猴過半是成體。1991 至 1995 年間，有 24 個獵物成體被捕獲，6 個是雄性，15 個是雌性，3 個不能肯定性別。即使雄性黑白疣猴的體型大於紅疣猴，又經常攻擊獵人，黑猩猩捕獲更多黑白疣猴的成體（60%）。在 Gombe，黑猩猩害怕成年疣猴，較多追捕幼兒，經常從母親的懷抱搶走幼兒不傷害母親；我們在 Taï 觀察到有兩次這樣的行爲。

在 Mahale 和 Ngogo（Kibale 森林的群聚）的黑猩猩似乎也喜歡捕獵幼兒。獵人集體行動時的各種傾向似乎都反映出專門針對幼兒。

「獵人」這稱號只是用於積極參與狩獵和的個體，懂得佈置在可以捕獲獵物的適當位置；在追捕疣猴時，適當位置是攀爬到預期獵物逃逸的高度。相反的是有一些作家把旁觀者和甚至只是在現場出現的也分類爲「獵人」。我們的討論把沒有積極參與的個體分類爲「旁觀者」，不是獵人。在一次狩獵行動中，個體的身份可能從獵人改變爲旁觀者，反之亦然。因此，重要的是按照各自的貢獻而準確分類。在某些情況下，很難區分這兩種角色；然而，在「合作狩獵」這複雜課題，重要的是要清楚各成員的貢獻。我的比較僅限於 Gombe, Mahale 和 Taï 的種群，因爲這三處地方狩獵行爲有詳細和可比較的觀察。

黑猩猩傾向集體狩獵和在狩獵時合作，但種群之間有很大差異。這兩種傾向最常見於 Taï （見表 1）。我在另一篇文章已經證明，Taï 黑猩猩集體組狩獵是有得益，個別獵人比旁觀者獲得更多肉食，三至五個獵人的小組收獲最多（Boesch 1994）。在 Gombe，旁觀者和獵人都分到肉食，因此在這種群是不值得加入追捕小組（Boesch 1994）。

在Taï，Gombe和Mahale黑猩猩集體狩獵的傾向。
表列顯示觀察所見每次狩獵的最高組織水平。

	單獨狩獵	集體狩獵	協作
Taï	52 (16%)	274 (84%)	211 (77%)
Gombe	55 (64%)	31 (36%)	6 (19%)
Mahale	14 (28%)	37 (72%)	0 (0%)

Taï黑猩猩（1984-94年）：狩獵小組規模對捕獵成功和狩獵時間的影響

獵人數目	狩獵 次數	狩獵 （%）	成功捕獵 （%）	狩獵時間(分鐘)	協作 （%）
1	52	16	17	4.6	0
2	70	21	26	8.9	47
3	70	21	53	10.6	74
4	58	18	69	13.9	93
5	40	13	63	18.1	90
6	18	5	61	30.7	100
+6	18	5	89	38.5	100

Gombe 黑猩猩是非常有效率的獵人，孤獨的 Gombe 獵人捕獲的紅疣猴是五倍於 Taï 的孤獨獵人。Taï 黑猩猩捕獲的獵物體型較重，但這並不能完全彌補追捕需要較長時間。以每分鐘計，Gombe 黑猩猩是多於 Taï 。

Gombe 黑猩猩的狩獵成功，是由於孤獨獵人狩獵不到四分鐘嘗試第二次捕捉。很難超越這樣的成功， Gombe 黑猩猩也沒有任何壓力要參與集體狩獵。這成功的差異反映出了黑猩猩狩獵的條件：在 Taï ，紅疣猴生活在 40-50 米高的突出樹木，有很好的機會避免黑猩猩。與此相反，在 Gombe 的林地和草原，樹冠較低，樹木只有約 15 米高，逃生的可能性有限，所以追捕的成本要低得多（Boesch 1994）。

TAÏ 黑猩猩的狩獵角色

在大多數狩獵行動中，黑猩猩無聲地靠近獵物，以求出其不意，留在地面偵察植被中的猴子，注意力集中在數目最多，最接近地面的獵物群，然後開始攀登。如獵物停留的樹木是十分之低，一些黑猩猩可能試圖急急爬樹，來一個措手不及，但很少成功。如果不是這樣的情況，一頭黑猩猩慢慢爬升到約 5 米高，通常不爲疣猴注意（另一頭黑猩猩可能爬上另一棵樹配合，但這種情況很少）。其他黑猩猩留在地面，守著預期疣猴可能逃生的路線，並準備參與追逐。當攀登者被猴子發現，立時向上衝，其他成員開始移動。獵人的作用是迫使猴子向著一定的方向移動，而在地面的其他成員進行不同的封鎖行動。驅逐者一般在樹枝上驅趕猴子，不會試圖捕捉，只是隨著既定方向跟在獵物之後，不會追上。

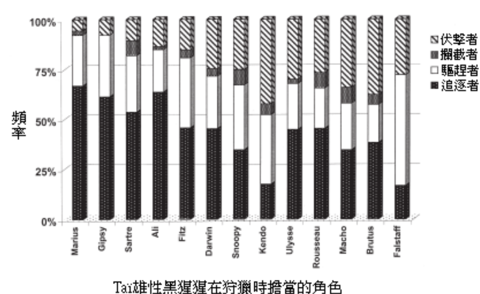
在這階段，疣猴通常仍然結集一起。黑猩猩嘗試迫使它們朝著一個方向，如疣猴試圖朝著兩個或多個方向逃跑，黑猩猩可能會爬上來阻止退路。攔截者在樹上阻止獵物的進程。隨著狩獵開展，一些黑猩猩輪流執行驅趕者的任務，在逃走的疣猴之下爬上樹，其他的擔任追趕者的角色，試圖

快衝抓住猴子。追趕者的任務是緊隨獵物迅速移動，試圖趕上。黑猩猩通常選擇和試圖孤立落單的的疣猴，往往是帶著幼兒的母親，或是幾隻疣猴。

一旦疣猴脫離了主群，狩獵行動加速，追趕者沿著退路攀上樹木。最困難的任務有待完成，獵人要估計預期目標疣猴逃跑的路向，在猴子到達之前已部署妥當。一直追趕猴子的黑猩猩子很少有機會可以在高樹中衝鋒捕獲獵物。伏擊者很早已經預測猴子的逃跑路線，迫使猴子向後轉，或是向下移動到較低的樹冠層，讓其他黑猩猩有更好機會追上來，因爲黑猩猩在連續覆蓋的樹冠上走動快於疣猴。伏擊者早在獵物到達前已就位，不容易被看到；一旦獵物出現才快速攻擊。通過所有獵人的全心全意參與，這「理想」狩獵接近尾聲，但在狩獵的任何時刻都可以有捕獲。我們稱之爲「協調」狩獵，從表 1 可見這佔 Taï 黑猩猩狩獵的 77%。

以上描述的狩獵角色各不相同，視乎需要了解獵物行動的程度有多少：驅趕者只需在遠處跟蹤獵物，在認知上不是艱巨的任務。追逐者也跟隨獵物，要調控速度以趕上獵物，這需要進一步判斷速度和距離。攔截者或伏擊者要在獵物到來之前已部署妥當，這需要預測獵物的反應。預測變得複雜，因爲獵人不僅要預測獵物逃跑的方向（半預測），還要預測獵物的速度，才可以在獵物到達之前同步到達正確的樹木高度（全預測）。這比文字描述更爲複雜，因爲狩獵發生在三維空間，獵人要把樹上獵物的速度換算爲本身在地面要趕上去的距離，要在不被注意的情況下向前衝，判斷要多久爬上樹，高度足以伏擊沒有察覺險境的猴子。很容易區分半預測和全預測：半預測的黑猩猩留在樹下等待，直至疣猴到達才盡快向上衝。全預測的黑猩猩在疣猴到達之前已在樹上部署妥當。

我們也記錄到雙預測：獵人不僅預測獵物的行動，還會預測其它黑猩猩的行動會如何影響疣猴的下一步行動。換句話說，獵人不僅預測眼前在逃跑的疣猴，也要預測另一獵人的未來行動會進一步影響逃跑的猴子。我們有八次觀察到雙預測，Brutus 擔任了五次。我們可能低估了雙預測的頻率，因爲在狩獵時的觀測條件難以確定是否滿足雙預測的條件。



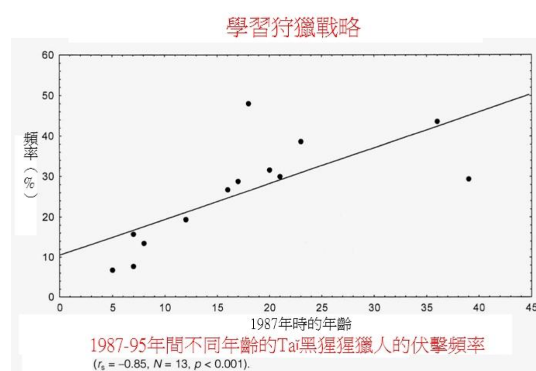
Taï雄性黑猩猩在狩獵時擔當的角色

左圖是 1987 至 95 年間 248 次觀察總結雄性黑猩猩的狩獵角色。獵人執行了 1402 項行動，平均每成員 108 項。有些獵人在一次狩獵進行多達五至六項行動，其他的只有一項。有些獵人在一次狩獵中擔任不同任務，其他的習慣於單項任務。

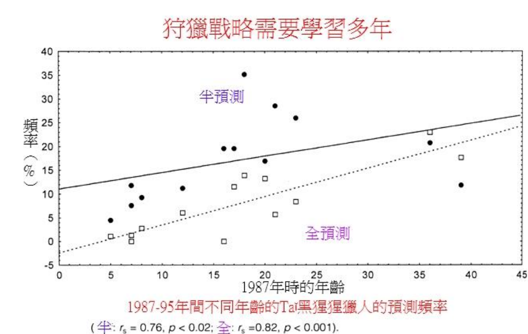
圖中可見所有獵人都承擔所有四個角色，彼此沒有硬性的專業化。最常見的是驅趕者，佔觀察所見狩獵行動 40%，其次是追逐者（27%）和伏擊者（21%）。獵人承擔角色的頻率有重大差異。仔細分析顯示追趕者和阻截者的角色與獵人的年齡無關，而驅趕者和伏擊者的角色是年齡有密切關係。隨之而來的問題是獵人如何學習這些角色。

TAÏ 黑猩猩學習狩獵角色

分析眾獵人執行複雜任務的傾向以及利用不同層次的預測，揭示黑猩猩如何學習狩獵角色，一般在發育後期才開發捕獵行爲。年輕黑猩猩對狩獵深感興趣，經常在母親休息時爬樹追趕疣猴；到了六至八歲開始接近疣猴，但總是在接近時被成年疣猴追趕，嚇怕尖叫著跑開。有些魯莽的年輕黑猩猩一次又一次跑回來，年輕黑猩猩和成年疣猴的追逐可以持續長達半小時。我們的研究沒有把這種互動分類爲狩獵，也沒有在此分析。八歲左右，一些年輕黑猩猩逐步控制了恐懼，受到威脅時沒有尖叫，開始追逐小疣猴，但被成年疣猴襲擊時仍然飛快跑開。在真實狩獵時，雄性成年黑猩猩活躍，這些年輕黑猩猩的逐步貢獻是引起疣猴逃跑。分析包括四隻最年輕雄性黑猩猩的狩獵行爲。十歲開始，黑猩猩狩獵行爲更有效率，不再是那麼害怕疣猴，成爲有效的驅趕者，例如，Marius 的貢獻有 70%是驅趕任務，Ali 是 60%。



學習狩獵行爲是漫長過程，要好好執行最複雜任務需要二十年的觀察和實踐。由於取樣不多，以下兩圖總結了七年來的觀察，個別獵人的分類是根據 1987 年的年齡。年輕雄性熱衷狩獵，甚至有趨勢年輕雄性在每次狩獵的運動是多於年長的（r_s= 0.51, N = 13, p= 0.07）。個別雄性的伏擊和阻截任務比例與年齡有關（見圖）。老年雄性執行這些艱巨任務，是年輕雄性的三至四倍。



年齡和預測也有同樣強烈的相關性。半預測相當早期已有使用，其頻率隨著年輕雄性長大而提高，然後迅速上升，十八歲的雄性最常執行半預測。最年長的兩頭黑猩猩較少使用半預測，因爲當他們預測時，往往是全預測。全預測的頻率也隨著年齡而增加，只有最年長的雄性（30 歲）經常全預測（下圖）。令人吃驚的是只有三十歲以上雄慣常全預測。二十歲雄性都有執行全預測，偶爾會犯錯：選擇疣猴沒有來到的樹木，或是在同一行動中改變主意，攀上不止一株樹木。長距離預測，是獵人遠遠領先於疣猴選擇樹木，只在老年雄性做得到，甚至不用年輕雄性那樣要經常留意疣猴。同樣的，只有兩隻最年長的獵人執行雙預測。

因此，學習狩獵行爲是非常緩慢的過程，年輕雄性在九到十歲時開始，持續約二十年。狩獵有三方面可能導致學習過程是這麼長久。首先，母親不是狩獵的模型，不吃肉也可以活下去。這些特點也適用於其他群居行爲模式，不能解釋學徒生涯要二十年之久。其二，協調狩獵要求獵人對另一物種有複雜的認識，以及認識本身的行動要與其他獵人協調。這可能很好地解釋學習過程要這樣漫長。年輕獵人必須克服對疣猴的恐懼，這可能並不容易；我們觀察到所有黑猩猩種群一般都恐懼成年紅疣猴，它們必然認識到疣猴有不同的物理可能性和反應。在所有研究的黑猩猩種群，十五至二十歲的黑猩猩顯然了解捕殺行動這些方面。協調狩獵最苛刻的要求是在時間和空間與其他獵人協調。預測另一黑猩猩的反應及其如何影響其他物種的行動，是艱鉅的任務，只有少數黑

猩猩能夠做到這一點是絕不出奇。留意二十至二十五歲的黑猩猩對本身的預測仍然是不能肯定（主要執行半預測），完全成長的雄性仍然在學習這些複雜的角色。

其他黑猩猩種群是否同樣的學學習狩獵？1992 年在 Gombe，十七歲的 Frodo 無疑是群落中最優秀的獵人。在三次協作捕獵的觀察中，Frodo 都是驅趕者。在這三次有兩次，它的二十二歲長兄 Freud 顯然試圖預測疣猴反應，作出半預測。在最後一次的觀察，四十歲的 Evered 清楚對疣猴的反應作出全預測。以上表明，在 Gombe 學習狩獵行爲的時間過程一概與 Taï 雷同。

我們對黑猩猩學習能力的估計，伸延到對狩獵的觀察。對 Taï 黑猩猩使用錘子的複雜手法敲開堅果的類似分析，證明需要五至七年學習。相比之下，學習狩獵起步較晚，大概在十歲左右，學徒生涯要二十年。這些觀察質疑認爲成年動物沒有學習能力的傳統理念。二十五歲的黑猩猩不僅依然學習狩獵，而且學習內容極爲複雜。有兩項研究追蹤人類如何學習狩獵行爲：巴拉圭的 Ache 和委內瑞拉的 Hiwi 狩獵採集群落，與 Taï 的觀察是驚人的相似：年輕人約在十五歲開始追捕，男性的肉類生產在三十五歲左右達至高峰。二十年的學習過程可與黑猩猩相比較。

不同狩獵角色的好處

不是出現在殺戮現場的所有黑猩猩都分得肉食。獵人和非獵人之間的競爭十分激烈，是否有參與狩獵是取得肉食的關鍵因素：獵人分得肉食多於非狩獵雄性。目前的分析是以各成員對狩獵的不同貢獻來分析肉食的分配。有六個狩獵因素可能是重要的：積極參與狩獵行動的平均時間；狩獵動作的平均次數；是否有捕獲；伏擊行動的次數；預測的水平；以及參與狩獵的黑猩猩數目。以下列表指出有兩項很強的相關性：動作次數越多，參與狩獵的時間越長。黑猩猩越是試圖伏擊獵物，就更多預測獵物逃脫的動作。其他因素沒有關聯。似乎有沒有簡單方法可以保證個別獵人必有所獲。

狩獵不再保證個別獵人有更多捕獲；要求更高的任務，倒如預測獵物的動作和伏擊，也不會增加捕獲的可能性。狩獵是集體作業；要同時履行其他任務才可以提高伏擊成功捕獲的可能性。如果不是這樣，無論伏擊做得多好，捕獵的機會也不會提高。

表(2)：1986-95 年間，觀察 TAÏ 黑猩猩獵人角色的六項特點：

狩獵時間、動物次數、是否有捕獲、伏擊次數、預測水平、參與狩獵的獵人數目

	狩獵時間	動作次數	是否有捕獲	伏擊次數	預測水平
動作次數	0.695*				
是否有捕獲	-0.107	-0.087			
伏擊次數	0.097	0.316	-0.024		
預測水平	0.064	0.252	-0.004	0.734*	
獵人數目	0.258	0.105	-0.230	0.098	0.054
*爲了多重比較，只考慮 p<0.01 的案例。					

表(3)：成功捕獵後獵者依角色的肉食攝取量			
戰略	次數	食肉數量（時間以分鐘計）	霸佔食物數量（吃食和分享時間）
旁觀者	314	27.8	32.2
捕手*	139	58.6	85.4
追逐者	181	24.2	31.5
狙擊手§			
半預測功能	86	27.3	35.5
全預測功能	70	44.8	61.8
雙預測功能	17	54.3	84.8

＊成功狩獵後，捕手，追逐者和狙擊手的次數包括在捕手名下。

§獵手的預測功能分爲三類。

表 3 表明，有幾個因素顯著影響每一次成功狩獵各成員分得的肉食。獵人數目減少了肉食的分配，因爲獵人數目多，肉食動物的數目也增加（$P<0.001$）。要多分肉食，有三個因素：成爲捕手，伏擊獵物，預測獵物動作。三者之中，捕手最重要，其他兩個角色也有顯著回報。表 3 是沒有捕獲的不同角色的數據，如成功捕獲已包含在捕手類別。伏擊和預測獵物動作有助獵人防止獵物逃跑；在大多數情況下，獵人因而能更接近獵物，這是捕獲的基本條件。因此，成員較爲重視某些角色，執行這些任務都可以多拿肉食。這表明成員在狩獵時有監測其他獵人在做什麼，可以評估每個獵人的貢獻。這是耐人尋味，上文已指出一些預測任務是非常苛刻，大多數成員似乎無法勝任，但依然高度重視。

這些肉食共享規則強烈限制了作弊的可能性。假裝狩獵或承擔要求不高的角色，或沒有瞄準獵物只是在樹木中走動，這些獵人分得的肉食較少。因此沒有才能的成年獵人受罰。年輕黑猩猩可能熱衷打獵，但還沒有學會在適當時間如何做正確的事情，它們也受罰；分肉與狩獵時間無關，縱使青少年參與狩獵的時間比壯年黑猩猩較長。假裝參與狩獵沒有分得多少肉，因爲伏擊或實現捕獲這兩個角色最有可能拿到肉食。要執行成功捕獲的任務，才可以分享肉食。這些規則的縝密表明作弊在黑猩猩是真正問題，但其重要性被隱藏，但因爲有共享規則令作弊難以得逞。

如上所述，雖然年輕人經常較長時間參與狩獵，執行要求不高的任務（驅趕或追逐獵物），它們分得的肉食有限。相反，成年黑猩猩伏擊狩獵的時間很短，分得的肉食較多。只是驅趕獵物很少成功，但有效伏擊往往導致捕獲。Taï 的肉食共享規則承認伏擊這角色和穩定彼此的合作：保證獵人分得肉食比別人多，做出重要貢獻的獵人分得肉食比跑腿角色多。

討論

集體狩獵常見於 Taï 黑猩猩，由不同年齡的成員承擔。正如互惠的合作方式的預期，個別獵人從合作行動得到的好處（更多肉食）優勝於單獨行事。

我們擴大了這辦法，著眼於肉食共享的規則，表明狩獵本身不是重要；狩獵時間長短不能預測個別獵人的成功。更重要的是個別獵人對成果作出的真正貢獻。捕獲獵物肯定有最高獎賞，而伏擊和預測獵物動作這些必要任務也會得到高回報。執行其他不太具決定性的任務不會增加肉食的分配。因此，個人努力沒有直接回報，要多得肉食，必須有導致成功狩獵的一些具體參與。這些規則在群居生活中得到執行，說明合作行動的複雜性。在這有條件的互惠情況下，獵人從積極參與狩獵得到好處，從執行其他成員認爲會提高捕獲可能性的任務，得到更多的好處。

這些結果可以有其他解釋。例如，也許捕手和伏擊者拿到更多的肉，只是因爲它們是最接近捕獲的獵物，有更多時間吃肉。同樣，也可以認爲執行伏擊任務的年長者往往是主導角色，因此他人不敢染指。這些解釋似乎很可能適用於 Gombe 和 Mahale 的黑猩猩：在那裡主導猴子經常從捕手那裡偷走猴子獵物。

然而，在 Taï 的主導黑猩猩很少竊取獵物，得到的肉食也比獵人少。此外，我從未觀察到獵人爭奪樹上的最佳位置，以能夠執行伏擊任務。事實上，Taï 捕手在成功捕獲後，往往發出吼聲，吸引在聽覺距離的黑猩猩。在成功捕獲的第一分鐘後，黑猩猩非常興奮，情緒高脹，幾乎不會開始吃肉。在場的所有黑猩猩放聲尖叫，環繞著捕手和獵物。只有當它們平靜下來，黑猩猩才開始共享和吃肉。

在其他黑猩猩種群，坦桑尼亞少見群體狩獵，Ngogo 常見較大種群。研究不同規模的 Gombe 黑猩猩種群，發現個人利益（取得肉食）不是依賴在狩獵時的個人貢獻。共享肉食類似乎偏向擁有者的盟友或更高級別的雄性。同樣，在群居食肉動物中，如生活條件困難（獵物少），就觀察到有集體狩獵，但對個別成員的肉食攝取量還有待研究。

個別獵人需要考慮到其他獵人做什麼和對獵物的逃跑動作有什麼影響。如上所述，紅疣猴具有不同的物理特性和感知，對險境作出的反應是不同於黑猩猩。只有考慮到這些不同觀點，獵人才可以預測紅疣猴何時可能到達那一棵樹。在我們觀察的 262 預測，只有 4 次（1.5%）是獵人犯錯，即是選擇了紅疣猴沒有或不可能到達的一棵樹。

因此，獵人的預測有 98%是正確預測獵物走勢。這支持了一項假說：黑猩猩正確判斷其他物種的能力，並以此來預測其行爲。但是，全面預測獵物的動作只佔全部 262 項預測的 32%。這種預測也視乎其他獵人的行動，例如，如驅趕者改變方向，獵物也調整行動。因此，伏擊者要了解其他獵人看到什麼和能夠做什麼，以及知識它們的具體反應。最近對人工飼養的黑猩猩的研究，部份證實以上的論點。

黑猩猩顯示有擴展學習的能力，能夠在長達二十年的狩獵期掌握最複雜角色的知識。這學習過程要這麼長時間，似乎與執行任務要求的認知能力有關。這些觀察揭示了覓食和群居戰略的複雜性，並強調培養動物的認知能力時，學習自然行爲的的重要性。

有人提出，人類的飲食是由受到他人合作性行爲的強烈影響，而黑猩猩的食物純屬個人覓食的努力結果。從我們對 TAÏ 大黑猩猩的觀察所見，這並不適用於所有種群：森林獵人似乎一般是集體

狩獵，而重要的肉食攝取量是取決於集體合作努力覓食。西非黑猩猩種群的青少年有六至八年是完全依賴母親餵飼堅果。學習敲開堅果是漫長的過程。因此，黑猩猩甚爲依賴他人的合作努力，以取得這兩種最豐富的食物，在一些狩獵採集社會同樣得到證實。

作者 Christophe Boesch 是馬克斯普朗克演化人類學研究所 Max Planck Institute of Evolutionary Anthropology 靈長類部門主任，也是萊比錫大學教授。自 1979 年以來，他主要在象牙海岸 TAÏ 國家公園研究野生黑猩猩，主要興趣是工具使用，狩獵和動物文化的演化，以及記錄人猿類兩性的生殖策略與社會結構。（完）

第三十三講：演化的賽局理論：戰與鬥

這是「行為」的第二次講座。今天談論的「演化賽局理論[224]」是研究行為的主要分析工具。這是來自經濟學，我會提到兩個例子：鷹鴿賽局和囚犯困境。

這些理論可以利用生物行為的例子直接檢驗。因此，這一講不是以生物學實際測試這些想法，而是介紹生物學如何為賽局的假設引入有趣的條件。除了鷹鴿賽局和囚犯困境，還有一些生物的例子，然後評論這如何真正改變了我們對賽局假設的思考。

演化生物行為學的演化賽局理論，連接這領域與經濟學和政治學，囚徒困境模型是特殊體現了公地悲劇，而這當然是影響我們利用自然資源的方法；解決公地悲劇的方法，實際上是經濟學和政治學的核心問題。這其實是跨學科的領域，聯繫各種想法。

演化賽局的基本思想取決於別人在做什麼，這意味著是與頻率相關。換句話說，如果在一定的環境中決定要積極進取，成功取決於遇到阻力的頻率。因此，賽局理論根本與頻率相關。演化賽局理論的中心思想是的演化的穩定策略，這事實上，是等同**納什均衡** Nash equilibrium。

與種群另一成員進行賽局，是不同於與非生物環境（例如冬季氣溫或類似事物）進行賽局，因為對手可以演化，對手有策略，而策略可以改變。

這使得整個賽局分析變為行動與反行動的分析，而反行動可以是雙向；兩陣對圓，可以設想為單打獨鬥，也可以是對抗整個種群。兩者有一些細微差別。

在這個意義上，演化賽局理論基本上是協同演化，必然是關於本身的策略如何與種群中可能出現的其他策略一起共同演化。這是在種群內的策略。共同演化賽局理論不是適用於某一物種針對另一物種的演化。一般的情況是：本身行為如何應對種群內的其他行為。



John von Neumann　Oskar Morgenstern　John Nash　Reinhardt Selten

演化賽局理論來自何方？來自 von Neumann 和 Morgenstern 在 1944 年出版的賽局理論專著，然後由 John Nash 和 Reinhardt Selten 發揚光大。

---

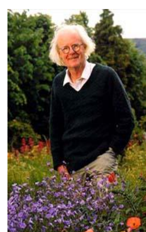
[224] Game Theory，一般譯為「博奕論」，但台灣的「博奕」一詞是「博彩、賭博」的意思，故 Game Theory 台譯為「賽局理論」。本譯文正體版本為「賽局理論」，簡體版本為「博奕論」。

演化生物學家 John Maynard Smith 的 1982 年著作《演化與博賽局理論 Evolution and the Theory of Games》在附錄有 Neumann 與 Morgenstern 使用的收益矩陣，可見這幾位仁兄實際上有學習這本著作，然後在演化學的背景逐漸開發出賽局理論。

John von Neumann 是一位匈牙利藉天才，早在 1929 年，他展示量子力學的一些基本問題是可以有連繫和解釋，然後他或多或少發明了電腦操作系統的構思。他對信息革命的概念基礎貢獻極大，還發明了賽局理論。他是聰明絕頂的傢伙。

John Nash 是暢銷書書和電影《美麗心靈 *A Beautiful Mind*》的主角人物，他在普林斯頓做研究，發現解決雙方賽局的穩妥方案，是雙方都發揮最佳策略時本身採取的策略。這是他當研究生時在普林斯頓大學酒吧想到的，後來患上精神分裂症，直到六十多歲才痊愈。

Reinhardt Selten 是德國教授，在經濟學中開發賽局理論，利用各種替代假設廣泛應用到各種各樣的情況。這兩位分享了諾貝爾經濟學獎。賽局理論就是源出他們。這些都是關鍵人物。



George R. Price 和 John Maynard Smith[225]開發這些概念，應用於生物行爲。Smith 的 1982 年著作《演化與賽局理論 *Evolution and the Theory of Games*》有很大影響。如果他願意承認演化穩定策略實際上是一個 Nash 均衡，他可能分享了諾貝爾獎。但他沒有承認。

George Price 啓發了 John Maynard Smith，就像他啓發了 Bill Hamilton。Price 是在利他主義和合作的背景開發出這些想法；在演化的環境中如何有合作與利他主義？

稍後談到囚犯困境和 Axelrod 有關多個競爭對手在電腦運用不同策略的實驗時，可見 Price 對利他主義和合作從何而來的想法或解決方案有兩大貢獻。其一是在賽局理論方面，其二是親緣選擇和等級選擇。

以下是一些基礎概念。賽局理論的基本問題：任何可以想像的突變或衝擊是否可以入侵群體，改變行爲？如突變出現時，會否在種群內增加？若是能夠在種群內增加，這是因爲突變有較高的終生繁殖成功。

如果基因影響行爲，其策略相對於其他策略會在生命周期中提高繁殖成功，那就是「入侵」。如果替代的突變不能入侵，這即是說現有的策略是**演化穩定策略** evolutionary stable strategy。穩定，即是不被入侵，不被替代。

如何得知所有的替代方案？答案：我們實際上是不知道。但理論上，若是只集中於可能行爲的一定範圍，是可以想像在受限範圍有什麼可能的行爲組合。

225 http://www.lifesci.sussex.ac.uk/CSE/members/jms/JMS.jpg

如集中的範圍是「應否更積極進取？」那麼所有可能的行爲包括完全消極，極之積極，以及兩個極端之間的可能行爲。這些行爲都可以測試。以下是一些例子。

因此，演化穩定策略是抵抗入侵，事實證明這等同納什均衡。1951 年，John Nash 在普林斯頓解決了賽局理論的問題，我認爲他其實在同一時間也解決了 Smith 和 Price 在 1973 年提出的問題，只是在不同的背景。

鷹鴿賽局

Smith 和 Price 首先提出簡單的「鷹鴿賽局」，試圖說明如何把這概念應用於動物行爲。兩種動物走到一起，要爭奪價值爲 V 的資源，這意味著勝利者提升適應度，失敗者不必然是零適應；剛才提到的相遇只是適應度的遞增。

鷹派或鴿派各有策略。鷹派策略是升級，繼續戰鬥，直到受傷才退下，因爲不可以再打了；或是打贏了，對手撤退，全勝而回。鴿派策略是虛張聲勢，一旦對手升級，馬上退出逃逸；如對方不升級，就可以分享資源。

如是兩個鷹派相遇，必有一傷或兩敗俱傷，因爲傷害所以適應度要付出代價。鷹派的好處是可以進取，獲取資源，但如果遇到另一個鷹派，可能被毆打受傷，這是有成本的。

鷹鴿賽局的得益矩陣		
	鷹派	鴿派
鷹派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

得益矩陣是賽局理論的基本智力結構，說明雙方相遇互動時左柱一方的得益。

鷹一鷹賽局		
	鷹派	鴿派
鷹派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

如鷹派遇到鷹派，有一半機率勝出和一半機率受傷，回報是得益 V 的一半減去成本 C。矩陣假設鷹派是傻瓜，盲目升級，不顧規模和條件的差異，真的很蠢，只是爭取資源。

鷹一鴿賽局		
	鷹派	鴿派
鷹派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

鴿派遇上鷹派，會在受傷前退卻，放棄資源，什麼都得不到；鷹派全取資源 V。這不是說鴿派適應度降爲零，只是表示適應度沒有改變：沒有得到額外東西，它沒有損失已有的東西。鴿派策略可以說是規避風險策略。

鴿–鴿賽局		
	鷹派	鴿派
鷹派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

鴿派遇到鴿派，彼此握手言和，分享資源，各取一半。

如策略是穩定的，必須是幾乎所有種群成員都採納，典型成員的適應度是大於任何可能的突變，否則突變可以入侵，這意味著策略並不穩定。

W(H) =鷹派適應度，W(D) =鴿派適應度；E(H,D) =鷹派策略面對鴿派對手的得益；
I 和 J 是任何兩種策略。如 I 是穩定策略，那麼 W(I) > W(J) 。假設突變 J 是低頻率，開始試圖入侵。 在這情況下，如 I 要保持穩定，那麼

或是 E(I,I) > E(J,I)

或是 E(I,I) = E(J,I) 和 E(I,J) > E(J,J).

以上的表達方式是非常謹慎和有邏輯展示相遇時的不同可能關係。

鴿派策略不是演化穩定策略。如種群全是鴿派，突然有鷹派出現，遇見的全是鴿派，不會遇到任何鷹隊，只要四處打擊鴿派就可以帶走戰利品。因此，鷹派會入侵。如相遇時的得益大於成本，鷹派會是演化穩定策略。

即使種群全是鷹派，遇見的任何其他成員都會打架，如 V 大於 C，這情況也是穩定。如 V 是小於 C，即是相對於勝利的獎勵，成本（受傷）很高，可以預期有混合策略。

無論是從 100%鴿派或 100%鷹派開始，向量是朝向中間，會在何處穩定將取決於 V 和 C 的關係。爲何這是混合策略。那一策略都不是演化穩定策略，能夠在這 V 與 C 的關係中堅持下去的唯一原因，是這些策略會達至某種中間頻率。如果有太多鷹派，鴿派勝出；如果有太多鴿派，鷹派勝出。這賽局例子將導致混合策略。

方舟子：你要當鴿派還是鷹派？

雖然老子教導我們：“聖人之道，爲而不爭。”但凡人之道，總是要爭的。這倒也稱得上是“道法自然”，因爲在自然界，爲了爭奪資源（比如食物、配偶），一個物種的成員彼此之間是難免要爭鬥的，甚至要搏鬥。搏鬥的戰術可以簡單地分爲兩種：一種是“鴿派”，發生衝突時只是虛張聲勢地嚇唬一番，一旦搏鬥真正開始，就逃之夭夭；一種是“鷹派”，不顧一切地搏鬥下去，直到一方受重傷或死亡而失去搏鬥能力爲止。

假如一個社會的成員全部都是鴿派，這樣的社會大約接近於老子的理想了。可惜這個美好社會是不穩定的，因爲如果突變出了一隻鷹派，在與鴿派搏鬥時戰無不勝，有生存優勢，它的基因就會在後代中傳播開去，鷹派在後代中會越來越多。

假如一個社會的成員全部都是鷹派呢？那將是一個時時要拼個你死我活的血腥社會。幸好這樣的社會也不穩定，因爲如果突變出了一隻鴿派，雖然它在搏鬥中每戰必敗，但是也不會有傷亡，而鷹派彼此之間的爭鬥會有傷亡，這樣，作爲鴿派也有生存優勢，它的鴿派後代也會越來越多。只有鷹派和鴿派各占一定的比例，才達到了穩定狀態。

有的社會成員可能會靈活一些，根據條件的不同採取不同的戰術，例如，“如果我是領地主人，就當鷹派；如果是入侵者，就當鴿派”的“資產派”，我們很容易發現，大家都當資產派，才是最好的策略。假如突變出了一隻鷹派，雖然在它是主人而資產派是入侵者時可以輕易獲勝，但是在它入侵資產派的領地時卻要發生激烈的搏鬥，討不了好去，兩項比較，還是不如也當資產派。假如突變出了一隻鴿派呢？在它是入侵者時只能逃跑，而在它是主人時卻要和入侵的資產派和平共處，還是不如也當資產派。這就是爲什麼動物們普遍採用資產派策略。

這個鷹－鴿賽局是英國生物學家梅納德•史密斯在上世紀 70 年代提出的。通過分析動物爭鬥行爲，梅納德•史密斯開創了一個新領域——進化賽局論，自然選擇是賽局的決策者。進化賽局論在數學上非常整潔、漂亮，但是這是根據一些簡單的假定做出的，很難在實際的動物群體中進行驗證。不過，人們可以用計算機對此進行模擬。

俄羅斯科學家伯特瑟夫和特琴用計算機程序設計了一個二維人造世界。這個世界由一個個格子組成，每個格子相當於一塊小領地，會時不時地冒出食物，能被在那個格子裡的生物吃掉。生物除了吃，還能休息，走到隔壁的格子，對進入格子的其他生物進行攻擊，以及像細菌那樣用一分爲二的方式繁殖。這些活動都要耗費一定的能量，休息耗能最少，攻擊耗能最大。體內能量可以通過進食來補充，攻擊時受害者也會輸掉一部分能量轉移給攻擊者。如果體內能量用完也就死了。後代遺傳了親代的特點，但也能發生變異。

設計者沒有給這些生物預設行爲策略，而是讓它們自己去進化。雖然可能出現的行爲策略是個天文數字（大於 10 的 1000 次方），但是進化的結果，出現了三種策略：從不攻擊別的成員、受到攻擊就跑的鴿派；靠四處攻擊別的成員爲生的鷹派；留在自己的格子裡不去攻擊鄰居，但是一發現入侵者就立即攻擊的資產派。不出所料，資產派占了大多數。不過，資產派的出現有個條件：一個格子裡的資源要足以支持一個定居者，這樣資產派才能安分守已地待在自己的領地。如果資源太少，養不活資產派，就逼著大家去當鷹派或鴿派。

如果親戚遺傳了相同的標記，並能夠辨認標記分清敵我，情形就截然不同了。這時除了各自謀生的自私成員之外，還會進化出合作成員，採取三種合作策略。一種是合作鴿派，它們不理睬外人，但是會把格子讓給親戚，自己出走避免競爭。一種是合作鷹派，它們同樣會把格子讓給親戚，但是一發現外人就會攻擊。研究者把它們稱爲“鴉派”，因爲俄國有句諺語：“烏鴉不啄其他烏鴉的眼睛。”鴉派是從鷹派和資產派變來的。還有一種是全新的門派。

親戚們在同一個格子裡生活，並共同對付入侵者。這種行爲和椋鳥等能共同抵禦外侮的小鳥相似，因此研究者稱它們爲“椋鳥派”。

不過，這些合作策略的出現，和資源的多少有很大的關係。當每個格子的資源不足以維持兩個成員時，鴉派占了優勢，它們的比例很穩定。但是在資源比較豐富時，椋鳥派的數量會逐漸上升，不過，其他兩派也都設法生存了下來。如果每個格子的資源太少，少到不足以維持一個成員，又會出現一個新門派，它們比鴿派還超脫，一看有人進入它所在的格子，不管是敵是友，有沒有受到攻擊，自己都馬上出走。它們恰好與資產派相反，是無產派。

如果一個椋鳥派成員的體能下降到一定程度，它就離家出走，寧願去和外人拼命搶資源而死去，也不願留下耗費家鄉的資源。它們被研究者稱爲亡命徒，不過更像是壯士。

轉錄自 http://scitech.people.com.cn/GB/9211162.html

囚犯困境模型：合作或背叛

甲方的得益矩陣					
		乙方的策略			
		合作 C		背叛 D	
甲方的策略	合作 C	E(C,C)	R=3	E(C,D)	S=0
	背叛 D	E(D,C)	T=5	E(D,D)	P=1
合作 C 是演化穩定策略，如 E(C,C)> E(D,C)					3<5，不是
背叛 D 是演化穩定策略，如 E(D,D)> E(C,D)					1>0，是
如 T>R > P > S 和 R>(S+T)/2，背叛 D 是演化穩定策略。					
T=Temptation 單方面背叛的誘惑，R=Reward 雙方合作的報酬， P=Punishment 雙方背叛的懲罰，S=Suckers 單方面受騙的代價。 各數值是賽局理論研究慣用的數值。					

現在看看「囚犯困境」。這是甲方的得益矩陣。方格是甲方和乙方的策略。C 是合作，D 是背叛。這賽局的設計展示：合作對雙方都有好處，但雙方都有背叛的動機；如果決定結果是短期自私，背叛會戰勝合作。如這樣的賽局只進行一次，囚徒困境不可能演化出合作與利他主義。相反，只會得到公地悲劇。

R,S,T 和 P 是雙方各自採取合作或背叛策略時，甲方的得益。R,S,T 和 P 配上數值以表達常見的情況，選擇這些特殊數值是迫使必然會選擇背叛。如合作與合作賽局的預期值是高於背叛與背叛賽局的預期值，合作才會成爲演化穩定策略。

事實並非如此。如背叛與背叛賽局的預期值是高於合作與合作賽局的預期值，背叛會成爲演化穩定策略；這說法是成立的。看看收益：3 大於 1。如種群全是合作者，各自得到 3。如種群全是背叛者，各自只得到 1。

由於收益矩陣是這樣建立合作者與背叛者之間的相互作用，所以這是演化穩定策略，而這一塊對群組有好處，但面對背叛者入侵時並不穩定，因爲背叛者與合作者對陣時，得益更多。當背叛者與背叛者對陣，事情變得惡劣，事實上這是公地悲劇。（閱讀：公地悲劇）

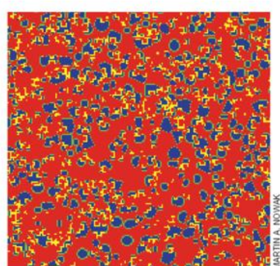
所以一般情況是這樣的：如 T>R > P > S，而 R >(S+T)2，穩定策略總是背叛社會契約，總是不合作。這一切已經詳細分析，成爲在許多情況下使用的社會科學的典範式賽局。

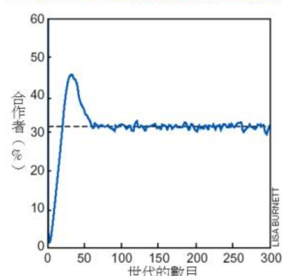
如果一次又一次賽局，情況又如何？這個想法是即使在這種情況下，即使賽局是囚徒困境的賽局，有了這樣設置的獎勵，就可以演化出合作。只是要一次又一次的賽局，不是一次性賽局，而是多次與同一人賽局。

這個非常簡單的策略是可以成事的。密歇根大學的 Bill Axelrod 是政治學家，他發起電腦程式比賽，邀請全球參加者就這個囚徒困境問題設計電腦程式，反複互相對陣賽局。事實證明，一個很簡單的「以牙還牙」程式做得非常好：對陣的第一步是合作，如果碰到背叛者，會被他毆打；如碰到合作者，雙方共贏。對陣的第二步是重複對手上一次的策略。「以牙還牙」策略之所以成事，基本特點是這策略一方面打擊報復，一方面寬容又不記仇。對方背叛，你懲罰他。如果他變得合作，你不記仇，下一回合與對方合作。

經過大量研究，發現有一些極其微妙和複雜的策略，稍勝於「以牙還牙」。「以牙還牙」的優點是「簡單」，容易記憶，不需要非凡的認知能力就可以執行這行爲策略。

加入三維空間，策略變得更複雜。要點是所謂「**種群黏性** population viscosity」，即是某些個體在空間中相遇的頻率高於在種選中的隨機混雜分佈，促進合作。





哈佛大學的 Martin Novak 想出很多很好的二維方法表達博奕。左圖是多個個體參與囚徒困境賽局，與鄰居對陣。這是一個可能的結果。藍色現在是合作者，上一回合也是合作者。綠色現在是合作者，上一回合是背叛者。紅色現在是背叛者，上一回合也是背叛者。黃色現在是背叛者，上一回合是合作者。個體能否在種群存活，取決於對陣時是贏或輸。

圖中可見一些合作者已戰勝一些背叛者，形成藍色小島。這個賽局遊戲的合作百分比有升有降，穩定在 30%。

陷於這樣的困境，如只是孤立考慮一個互動，這將是百份百背叛。只要把個體放進空間，有機會與其他人多次互動，會創造環境讓合作者與合作者實際互動，雙雙勝出；一旦它們建立合作的空間，就會生息不休，在眾多背叛者之中守住陣地，這是由於互動的二維性質。

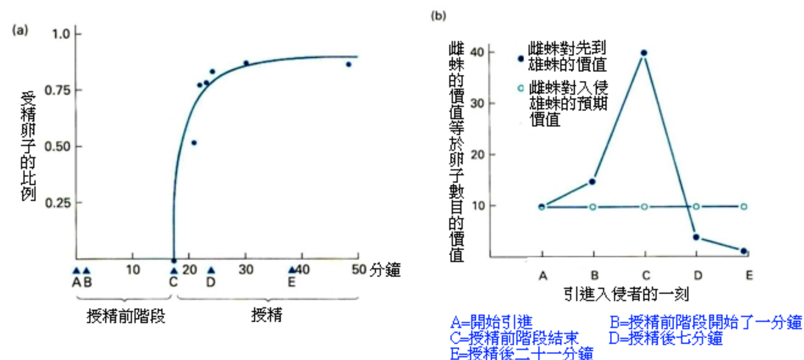
生物的賽局

這一講一直談論抽象的數學，以下提出一些生物的例子。這些例子不是直接測試演化賽局理論，而是把賽局理論的思維應用於生物環境，從中得知賽局時作出的假設。

[226]

早期應用例子是身長 0.2 英吋的碗-桌巾蜘蛛。雌蛛織出碗狀的蛛網，下面有另一層像桌巾的蛛網，拉出幾條絆線。昆蟲飛過被絆線打落碗網，坐在桌巾網的蜘蛛立即跑過來抓住獵物。交配是在桌巾蛛網上進行。

碗-桌巾蜘蛛爲配偶而開戰



圖片類似上一講的糞蠅授精圖片。(a)圖：雄性爲卵子授精，在交配的一刻機率最大，然後邊際收益遞減，最終授精率大概是 90 或 95%。 (b)圖對比先到與入侵的雄蛛。先到的雄蛛已向雌蛛求愛，知道是否已經有實際交配或是好事即將發生。

先到者知道一切，入侵的後來者不知道發生了什麼，可以假設對曲線的形狀一無所知；它可能知道曲線已經開始，但不知道是什麼形狀，所以它只對雌蛛的平均值作出簡單假設。

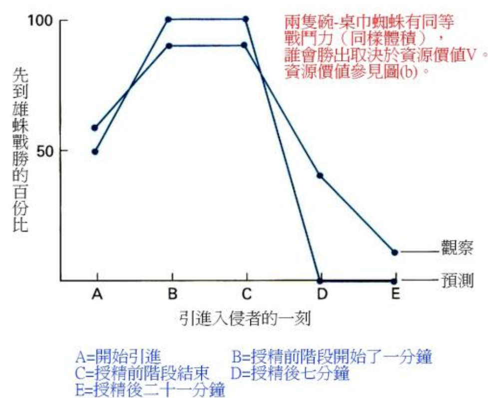
---

[226] http://www.marylandinsects.com/images/Bowl_and_Doily_Spider_--_Frontinella_communis.jpg

先到的雄蛛知道這條曲線，交配的時間越長，它的得益越來越大，然後已授精 90%卵子，到了交配的終結階段（D 點和 E 點）向下掉落。這一切發生非常快；在實地研究行爲，最好是快快結束，很快拿到數據。

開始授精後七分鐘，雌蛛對雄蛛已經沒有什麼附加值，雄蛛最好的下一步是離開，試圖尋找另一名雌性。

後到的入侵者沒有那麼多信息，只會簡單假設這雌蛛有一定平均值：還沒有與她交配，所以這是預期值。



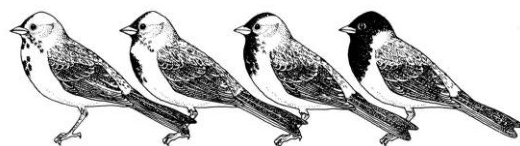
看看蜘蛛的預測行爲和實際行爲。預測是原居雄蛛如被阻，會拼命力爭；但在授精後七分鐘，它會淡然處之，不再爲此戰鬥。觀測值和預測值相差不遠。

這案例的賽局理論有所扭曲。得益矩陣的成本—效益比例因爲交配行爲而改變；一個參與者知道，另一個不知道。這例子爲演化賽局理論引入另一層次：誰知道賽局潛在收益的資訊，這會造成很大差異。這假設不是鷹鴿賽局，不是囚犯困境。這是生物學一些重要方面，改變了分析。

簡單重複一次。如兩個雄性開始競爭，雙方沒有任何得益的資訊，大塊頭會勝出。如競爭雙方戰鬥力相同，得益的差異決定勝負。在授精前階段，先到者會更致力戰鬥，勝數較高；但在授精後七分鐘，後到的入侵者更可能勝出。

即使先到者的體積小於入侵者，如得益較大較多，先到者會堅持更長時間。大自然常見小不點與大惡霸開戰，因爲小不點知道僥幸勝出後的得益。如成本和效益幾乎相等，雙方會鬥爭到底，直到一方或雙方都嚴重受傷或死亡。這是另一種方式強調演化的得益底線是後代，不是個人的生存。爲了下一代，它們願意承擔很大的風險。

另一個例子是北美地區的赫氏帶鵐（Harris 麻雀），這是關乎信息，關乎誠實的信號和看法。頭腦簡單的麻雀被欺騙。



赫氏帶鵐的羽毛差異。較黑〔頭端〕羽毛的雄鳥在鳥群中佔主導地位，在戰鬥中多數勝出。

這是華盛頓大學博物館 Seivert Rohwer 的研究。他注意到大自然世界的雄性赫氏帶鵐的頭端羽毛有很大差異。較黑〔頭端〕羽毛的雄鳥在鳥群中佔主導地位，在戰鬥中多數勝出。鳥類有很多這樣的信號例子，說明它們的條件和如參戰時勝出的可能性。

赫氏帶鵐的主導訊號實驗（Rohwer 與 Rohwer, 1978）			
下級鳥的實驗設置	外貌看來是主導	行爲看來是主導	地位是否有提升？
(A) 染上黑色	是	否	否
(B) 注射睾酮	否	是	否
(C) 染上黑色和注射睾酮	是	是	是

Seivert 利用本來沒有主導地位的下級鳥鳥做實驗，分爲三組：染上黑色噴漆，或注射睾酮，或染上黑色噴漆+注射睾酮。(A)組下級鳥染上黑色，看起來有主導外貌，但沒有主導地位的行爲，因爲下級鳥不知道已經漆成黑色，體內也沒有睾酮。下級鳥在鳥群的地位沒有提升。

(B)組下級鳥注入睾酮，行爲變得主導，但外貌沒有主導信號，它們因而挨打，在鳥群的社會地位沒有提升。從鳥類的角度來看，這些下級鳥的非常行爲是極具欺騙性。

(C)組下級鳥同時被染上黑色和注射睾酮，基本上是完成了演化和發育的過程；雄鳥的黑色羽毛是自然表達有有較高睾酮水平：它們看起來有優勢，有主導行爲，社會地位提升。

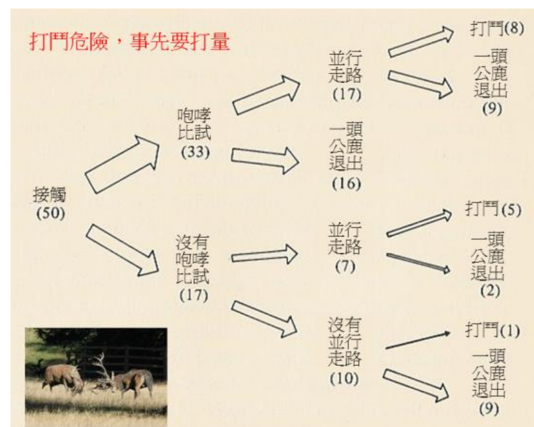
譯註：Rohwer 的研究似乎有多個版本，有兩篇論文提到睾酮實驗，正好有相反的結論。

教授取材的是 1978 年論文 *Status signalling in harris sparrows: Experimental deceptions achieved*。Rohwer 另一篇 1981 年論文 *A Field Study of Social Dominance Plasma Levels of Luteinizing Hormone and Steroid Hormones in Wintering Harris Sparrows Zonotrichia-Querula* 分析血漿中皮質酮，睾酮和促黃體激素與赫氏帶鵐在冬季時羽毛差異發出社會地位的訊號。發現在無雪條件下，皮質酮含量與社會地位呈負相關關係。但在大雪後捕獲的樣本，皮質酮含量與社會地位呈正相關關係(雖然不顯著）。無論天氣情況，睾酮和促黃體激素與優勢地位沒有相關性。〔網上只看到文章的撮要，翻譯以供參考。〕

洪蘭的〈權勢使人忘記自己是誰〉寫道：「Sievert Rohwer 把這種鳥〔赫氏帶鵐 Zonotrichia querula 〕的幼鳥染色成突變鳥的深色，結果這隻幼鳥的地位瞬間被提升了，別人看到牠立刻退避三舍，恭敬地禮讓牠，經過一段時間後，牠就忘了牠是誰，開始趾高氣昂起來，明明是團體中地位最低的幼鳥，現在牠已深深相信自己是老大，走路有風了，這個自欺欺人的現象令人驚訝。」。（天下雜誌 356 期 2006/09）文章沒有提到睾酮的對照實驗，結論也完全不同上文的總結，由此引伸的結論完全不能成立。

這是扭曲了的演化賽局理論：意思是你如何看待對手，是否知道對手是否試圖欺騙，是重要的事像情。還有另一個問題，這就是在行動升級前，必須三思。

我唸研究生時，有一頭大狗 Aikane，重約 130 磅。有一天，我帶著 Aikane 散步，五十英尺遠拐角處來了一頭德國牧羊犬。兩頭大狗提高警覺，耳朵和毛毛都豎了起來。它們開始互相狂吠，高速朝著對方衝過去。眼見一場大戰就要開打。這兩頭大狗衝到路旁的木柱，各自泡尿，就趾高氣揚走開了。它們避免了嚴重損害。



紅鹿相遇又會是怎麼一回事。紅鹿打架，真的是你死我活，鹿角鎖死不能分開，最終可能雙雙餓死。鹿角可以撕裂對手的眼睛，或是造成傷口，因爲感染細菌性敗血症而病死。因此，打架是危險的。但打架是繁殖下一代的唯一出路。

因此，紅鹿首先要評估形勢。雙方相遇時首先互相咆哮。秋季的鹿群就是這樣的咆哮。雄鹿是以咆哮聲來顯示它有多棒，多強壯。如雙方的咆哮聲同樣嚇人，它們就並行走路，彼此打量。觀察證明，如雙方體型相若，並行走路可能四，五小時。看看誰先放棄。

在某些情況下，其中一頭雄鹿會退下，認爲不值得打架。如並行打量沒有解決問題，最終還是會開戰，直至一方勝出，一方退下。

動物之間的實際戰鬥比簡單的鷹鴿賽局更爲細緻。我認爲這可能是真實的。在演化生物學的各式各樣權衡取捨中，每有顯著的成本，即會有行爲的修正，或某種方式去調整成本，目的是降低成本。動物要交配，但可能的話不要爲此送命。之前提到的演化賽局沒有提到這簡單的假設。

這樣的假設放諸現實世界，情況會是怎樣？這項假設的背景是龐大的隨機混合種群。如果加入親緣選擇，對手彼此之間有相互關聯，戰鬥雙方可能是兄弟，分析就變得複雜，但結果是非常簡單：如果雙方有相互關聯，彼此更有禮貌。這並不奇怪。

如果有多次賽局和學習的機會，結果會有變化。如果沒有從經驗中學習，有多次賽局確實沒有任何區別。能夠學習和記憶，把反複的囚徒困境發展成爲合作。必須有一些認知能力才做到這一點。如果種群規模小，突變可能不是罕見，其基本模式必須改變。

事實證明，演化穩定策略與無性生殖沒有什麼關係。有性生殖系統一般有更多基因影響一個性徵，種群較易達致演化穩定策略。

一如碗-桌巾蜘蛛、鴉鳥和紅鹿的例子，如競賽對手的條件不對稱，這將改變結局。如果分析單對單競賽與以寡敵眾（整個種群）的情況，原來突變一般是與整個種群的競賽。可以用電腦模擬，但難以分析解析，不過，這分別不大。

演化賽局理論的要點：這是抽象的工具，在檢視表現型的頻率依賴演化時可能用得上。作爲演化生物學家或行爲主義者，利用這理論來測試一些生物特質面對任何可能的突變時情況，對你的心理健康有好處。這是非常有用的標準。

舉例來說，如果研究蘇格蘭紅松雞在秋季的大集會，如有人認爲這是爲了明年不會生育那麼多，演化穩定策略可以質疑種群可能有一個突變，無論種群數目已經如何龐大，也會在春天時盡情生育。這簡單的小小思維過程可以判斷提出的說法是不成立的，因爲自私的突變會入侵。所以這是非常有用的標準。

下一講討論交配系統和雙親照護。

（轉錄自 Robert E. Schenk《經濟學入門》第三章）

第二節：囚犯的困境

囚犯的困境 prisoner's dilemma 是關於兩個囚犯的故事。他們犯了令人髮指的罪行而被捕，分別接受盤問。兩人都知道，如果大家都不招供，控訴他們犯了嚴重罪行的機會不高，只會爲改控較輕微罪行而受罰，入獄一年。如果兩人都招認嚴重罪行，每人就要入獄二十年。如果有一位囚犯認罪，又願意指證另一位，他因爲和警方合作，可以得到假釋。死不認罪那一位就要終身監禁。以下圖表列出可能的結局。

囚犯的困境

囚犯甲的策略 \ 囚犯乙的策略	不招供	招供
不招供	一年 / 一年	假釋 / 終生監禁
招供	終生監禁 / 假釋	二十年 / 二十年

有了這些可能的結局，各自都有強烈動機去獨自招供。倘若囚犯甲默不作聲，囚犯乙先招供，肯定有好處（假釋比坐牢一年好）。倘若囚犯甲也招供，囚犯乙也有好處（坐牢二十年比終身監禁好）。因此，囚犯乙會招供。囚犯甲也因爲同樣理由而招供。

在「囚犯的困境」個案，行爲取決於私利，而不是團體利益（個案的團體只包括罪犯，不是社會整體）。這個故事可能令 Thomas Hobbes 開心。他是十七世紀中期的政治理論家，也是經濟學的祖父，因爲他把兩項假定引入到學術討論：其一，個人是社會分析的基礎；其二，私利是人們的推動力。他認爲追求私利，不受管制，只會帶來混亂；只有發展政府和強行管制人們的權力，才可以把混亂理順爲有秩序。

第三節：囚犯的困境（續）

囚犯的困境 解決辦法

囚犯甲的策略 \ 囚犯乙的策略	不招供	招供
不招供	一年 / 一年	假釋和被殺 / 終生監禁
招供	終生監禁 / 假釋和被殺	二十年和被殺 / 二十年和被殺

「囚犯的困境」可以有另一個版本。假設這兩名囚犯都是屬於同一個幫派，如果出賣同黨，必被幫派殺害。這樣一來，故事的結局就會完全不同：兩人拒不招供。個人利益和團體利益是一致。這並不是囚犯的動機或目標改變了，而是改變了誘因或代價。左圖說明新的代價。個案矛盾之處是加入「幫派殺人」這因素，對犯罪二人組有好處。正常人不會想到，可能變壞的後果竟然會令事情好轉。

對霍布斯 Hobbes 來說，有了政府才可以改變代價，合作行爲才可以代替自相殘殺。亞當・史密的《國富論》更清楚表達第二個論點的後果。他認爲有良好動機如自由貿易和競爭，團體的福祉和追求私利是可以一致。他談到屠夫，麵飽師傅和釀酒人出售商品，是爲了愛自己，不是愛社會；他說得很清楚。

如果團體中的個人以私利爲動機，團體不會發達興旺，必須要找出方法尋求團體和個人的利益是一致。國家作爲最大的團體，包含眾多小團體，這是大問題。解決問題有兩種基本辦法：其一是霍布斯提出從上而下的監管和計劃，其二是史密的私有產權和市場機制。

在討論這兩種**協調辦法**之前，我們先考慮「囚犯的困境」個案中**私利**的假定。

第四節：私利

「囚犯的困境」假定當事人是自私的，不理他人死活。這假定不一定是對的。人們有時會關懷他人。假設這兩名囚犯都是獻身理想的革命人士，或是夫婦，那麼即使有第二節的代價，囚犯都不會招供。每位囚犯考慮的，不只是自己會怎麼樣，也會關注另一位囚犯會怎麼樣。

但是，我們無需爭論好心一定有好結果。假設已經有足夠證據，證明兩名囚犯和罪案有關，他們亦彼此關心。如果兩人都不認罪，每人都可能判刑十年。在這情況下，兩人都可能爲了開脫同黨而承認是自己犯案。如此一來，每人的判刑就遠比大家拒不認罪來得嚴重。當然，如果他們能夠溝通合謀，這是不會發生的。但是，人生中不是時常可以溝通和取得資訊。有良好動機，但智識貧乏，對團體福祉有害無益。

如果撇開資訊和知識的問題，我們可以從這些個案情景中得出結論，即是團體（包括國家這個大團體）要取得好結果，有兩種方法。團體可以不理會動機或目標，只顧追求成果；團體也可以不計成果，只是尋求動機或目標。對私利的假定多想一下，就會明白不能忽視資訊和知識嚴重限制了團體如何安排組織的問題。

討論私利，要分清楚人們在小團體的行爲和動機，是和大團體情況不同。在小團體情況下，例如家庭，部族或工業社會前的農村，私利似乎是眾多決定行動的動機之一。同樣重要的動機有忠誠、責任、慈愛和同情。在這些情況下，私利--不顧他人利益--是道德敗壞。小團體時常要倚賴無私的動機才有好結果。沒有無私的動機，家庭作爲小團體的基本單位是不可能存在。在家庭中，一般都會是好心做好事，因爲家人彼此深入了解。在小團體情況下，人們常會考慮本身的行動會否影響他人。

假定大團體可以和小團體一樣的組織起來，是危險的想法。隨著團體越來越大，要有更多知識，良好動機才可以有好結果。再者，隨著團體變大，受個人行爲影響的不再只是熟悉的人們，而是不知名字的陌生人；這會影響行爲。

當我們把團體分爲大與小，我們會發現「自我利益」行爲的假定是極爲薄弱。事實上，我們可以假定人們是無私和利他的--只關心他人的福祉--但行爲看來是自私自利。我們可以假定，在彼此有關係的小團體（例如家庭和朋輩），利他思想是相當強烈；但對陌生人（社會大團體）則是薄弱甚至不存在。舉例來說，某人關心家庭福祉，但在大團體眼中，他的行爲與以狹窄私利爲動機的行爲沒有什麼分別。這位仁兄會爭取最高工資，購物付出最少。要求他爲大眾利益而接受較低工資，簡直是緣木求魚；因爲這損害他最想照護的小團體：他的家庭。

第五節：小團體

有時，大團體動機比我們留意到的小團體動機來得更適合。舉例，一位經理人在討論日本企業結構時是這樣說：

> 「爭取質量的最重要途徑，是要讓員工覺得他們是大家庭，在公司有重要的角色。....在日本，員工希望在公司終身工作，所以個人利益不是那麼重要....日本的說法是工作第一，家庭生活第二。」[227]

無論如何，了解大小團體動機的不同，讓我們明白只能以自我利益才能組織大團體。改變人們的自私思想爲利他是不足夠的，還要是更廣泛的利他。人們關心陌生人，猶如關心自已，家人和朋友。

俄國有一個英雄的事跡正好是這種改變的表証。1932 年，莫諾索夫 Pavlik Morozov 向當局舉報父親是人民公敵。他父親是市長，似乎向逃離飢荒的災民發放或出售通行証。十三歲的莫諾索夫向祕密警察揭發父親的罪行。父親被處死。他的祖父和叔伯露出反動的本性，報復殺死莫諾索夫。莫諾索夫成爲蘇聯的光榮烈士，許多學校和青年團體都以他命名。共產蘇聯是以「無私」精神來管理國家，人民必須都是莫諾索夫。他們要顧慮不知名陌生人的利益，起碼是等同本身和家人、朋友的利益。

經濟學者一向認爲人們的目標是既定的，所以不會試圖發展任何理論來解釋人們的目標是如何形成的。這樣的態度是反映一項假定，這就是不可能全部改變人們，要求他們信奉廣泛的利他主義。不是每個人都接受這樣的假定。大部份馬克斯主義國家都以馬克斯之名來爲政策辨護，相信或宣稱相信人是可以改造的，不再追求私利，爲團體的福祉而奮鬥。有些政府試圖以改造國民來推翻經濟學者的假定。中國的大躍進和文化大革命，柬浦寨的赤柬血腥時代是改造的極端例子。這全都失敗。如果將來有誰能夠推翻這項假定，經濟學就要起革命，經濟學說變得無關緊要。（當然，大多數的經濟學者都不相信這假定會被推翻；不是這樣，他們不會花那麼多時間來研究經濟學。）

第六節：以牙還牙

「囚犯的困境」情景中，兩人的能抉擇是簡單的，因爲他們之間只有一次互相影響的機會。如

[227] *The Wall Street Journal,* April 29, 1983, 14 頁

果他們將來有機會時常踫頭，互相影響，情況就會不同。他們會顧慮彼此的行爲會如何影響對方的行爲，因此，「囚犯的困境」這故事有不同的結局。

再探討囚犯的困境

阿蘭的選擇 \ 阿瑞的選擇	認真工作	偷懶
認真工作	工作一小時 / b / 工作一小時	90分鐘做半小時工作 / a / 工作90分鐘
偷懶	工作90分鐘 / d / 90分鐘做半小時工作	3小時做1小時工作 / c / 3小時做1小時工作

以下是阿蘭和阿瑞兩姊弟的案例。母親要求兩人每星期天先收拾妥當，才可以外出玩耍。兩姊弟可以選擇認真做事，或是漫不經心。如果兩人認認真真，一小時就做妥。如果兩人磨洋工，就要三小時。如果一人偷懶，一人認真，就要一個半小時。阿蘭把幾個可能性，從最佳到最壞排列爲 **a, b, c** 和 **d**；阿瑞也類似排列。

依照「囚犯的困境」的邏輯，兩人都會偷懶。但是兩姊弟每星期都要討價還價一次，情況就變得複雜。今天你怎樣做，會影響對方的未來行爲。兩個人的策略不能只看今天要怎樣怎樣，還要想到下星期會怎樣。阿蘭怎樣做，會影響阿瑞；反過來，阿瑞怎樣做，又會影響阿蘭。這樣來來回回，互相影響的決定，就是**信息反饋 feedback**，決定策略變得複雜。

參予者應採取什麼策略？雖然沒有萬應靈方，簡單的**以牙還牙策略 tit-for-tat strategy** 在多數情況下都適用。以牙還牙，就是在開始時與對方合作，然後敵進我進，敵退我退，模仿對方的反應。以牙還牙是「好策略」，表明合作的意願，大家不會懷恨在心，雙方也不會佔便宜；因爲任何不合作的「偏差」行爲立即得到回報。

如果阿蘭採用以牙還牙策略，第一個星期她努力工作。如果阿瑞偷懶，下星期阿蘭也會偷懶。阿瑞知道不能夠佔便宜，就變得合作；以牙還牙策略是雙方合作的開始。

Robert Axelrod 的大作《合作的演變》*The Evolution of Cooperation*(Basic Books, 1984)，探討在不尋常情況下，以牙還牙策略如何贏得合作。他強調這可以解釋第一次世界大戰時有自發性的短暫「和平」。戰爭初期，對陣雙方有無形默契：如果不是進行大戰役，不會隨意開火傷害對方。兩陣對決，最當然的策略是盡量殺死敵軍，削弱對方實力，爭取大戰役時的優勢。但這先發制人的策略只會引來對方的報復。

戰事前線的無形默契，說明即使不考慮利他主義，人們還是可以合作。身在後方安全地帶的將軍當然不高興，下令軍隊在平日也要盡量消滅對方，但他們無從核實軍隊是否有執行。後來無意中找到辦法，結束了這一次非正式的和平對峙。當時是英軍派出突擊隊，每次突襲奉命要帶回俘虜，否則死刑對待。前線士兵不能弄虛作假，於是不能繼續和敵人合作。

增加兩方互相影響的機會次數，會弱化「囚犯的困境」的基本邏輯，但增加囚犯的人數反而強化。讓以下的課堂遊戲來引證一下。每一回合，各人要同時舉手或舉拳。你要估計大多數人會舉手或舉拳，爭取高分。每一回合最低分的淘汰。計分辦法見下圖。

舉手或舉拳？

		其他人	
		舉手	舉拳
你	舉手	20	—
	舉拳	30	10

遊戲會如何進行？你可以試一試。一般是幾個回合下來，只剩下幾個人。（留意共享資源的問題和人數多的「囚犯的困境」是一致的。）

第三十四講：交配制度與親子照護

這一講談論交配系統和這系統與親代照護的互動方式，略略談到父母疏忽，親代照護，以及父母爲照護而起的衝突。以大象爲例子，大象的交配系統是怎樣的？

是後宮制，這其實是家庭結構的情況。祖母通常是女家長。雄象在繁殖季節加進來，但通常雌雄是分開生活。大象可以聽到多遠的另一大象？有人認爲大概是十到十五公里，像藍鯨一樣以極低頻率的密集聲音彼此交流。十到十五公里之外的公象可以趕上母系群體和可能的配偶；它知道它們在哪裡。

談談親代照護的收益和成本。要注意由母親、父親或親代照護子女各有不同有趣的理由。父母忽視或殺死後代，或是兄弟姐妹殘殺是有理由的。



Tim Clutton-Brock 對這些問題有很多真知灼見。這是他在南非和博茨瓦納邊境牧場和他的貓鼬老朋友。我建議你看看他的有趣思維方式，提出極其簡單的解釋替代當前一窩蜂的想法。

Tim 發表了多篇論文，對人們以爲親緣選擇選定的事物，提出簡單的解釋；例如合作或群居等事物都有簡單的解釋。他這是表達劍橋的經驗主義傳統，而不是牛津的理論傳統。

劍橋人稱牛津爲「中原的文科學校」，牛津人指劍橋是「丘陵區的技校」。兩校的區別很有趣。

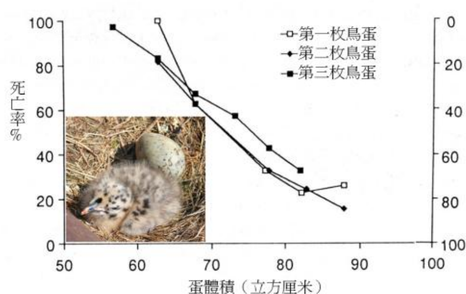
Tim 很關心親代照護，還寫了一本書《親代照護的演化 *The evolution of parental care*》。父母照護是提高下一代的適應度，不等同親代投資。

親代照護和親代投資

「親代投資 parental investment」實際上是由 Robert Trivers 定義：對子女的照護在何種程度降低父母的剩餘生殖價值。基本上這是測定剩餘生殖價值的減少；後代提高了適應度，代價是父母未來適應度的成份有損失。

親代投資有很多方法：準備築巢，生產配子，照護孵蛋。照護幼兒：即使不供給任何食物，也要保護免受天敵攻擊；可以在孵化或出生前提供食物。有很多方法做得到：儲存食物；後代吃掉母親的軀體：蜘蛛，一些蟎；胎兒吃掉其他卵子或兄弟姊妹（胎內互殘）；胎兒吃掉卵巢或輸卵管的分泌物；胎兒吃掉特殊的育雛室的分泌物；胎兒通過胎盤或僞胎盤從母親的血液取得營養。

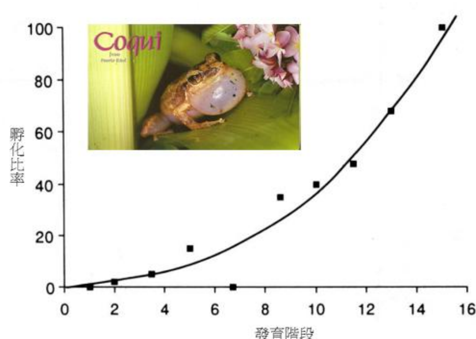
我們對親代照護方式的認識是認爲理所當然。看看大自然的親代照護方式，是有大範圍的差異。有些案例是演化導致親代照護到某一程度然後停止，似乎到此爲止已經夠好，也許已經是最好的了；這不是人類的情況。



銀鷗蛋體積與孵化後死亡率，以產蛋先後排列(Parsons, 1970)

左圖的數據解答一個非常簡單的問題。銀鷗每次孵蛋三枚。這是第一、二、三枚蛋孵化後的死亡率。留意體積較大的鳥蛋有較高存活率或是較低死亡率。不論鳥蛋是第一、二或三枚，最大型鳥蛋的孵化有 80%左右，最小體積鳥蛋死亡率幾乎是 100%。

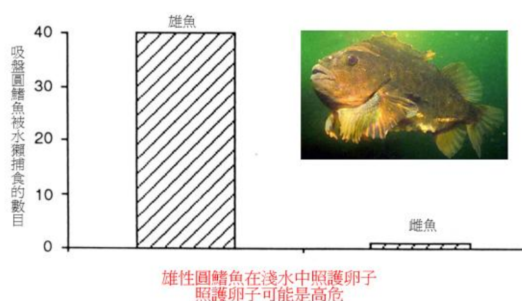
這些簡單數據說明大鳥蛋有更強能力調節溫度，抵抗疾病，抵抗抽搐和寄生蟲等等。



在卵子發育期間，每一、兩天不同階段拿走雄蛙，
多明尼加樹蛙卵子存活至孵化的比率 (Townsend, 1986)

這是原產於波多黎各的多明尼加樹蛙，一隻體型細小，叫聲特大的樹蛙。求偶時的高音叫聲 "co-qui" (ko-kee')在半公尺的範圍內可達 100 分貝。這種樹蛙由雄蛙照護下一代，蝌蚪生活在水中植物的葉和莖之間的空間。雄蛙在樹上守衛，免受蛇和昆蟲這些天敵捕食。左圖是實驗數據：在卵子發育期間，每一、兩天在不同階段拿走雄蛙，看看有多少卵子孵化變成蝌蚪。

在這三到四個星期的孵化期，若是卵子已經發育一段長時間，即使父親離去，影響不是很大；到了第十六階段，可算是大功告成。雄蛙的照護守衛在卵子發育初期是絕對關鍵。要是父親放棄守衛家園，適應度會蒙受巨大損，這見諸早期階段的偏低存活率。



雄性圓鰭魚在淺水中照護卵子
照護卵子可能是高危

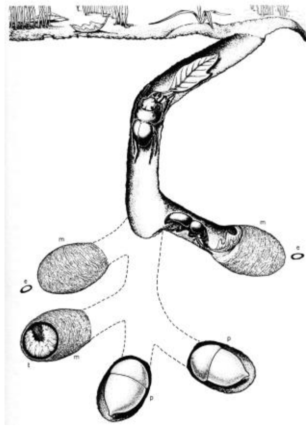
守衛家園可以是相當危險的。吸盤圓鰭魚（團子魚，獅子魚）生活在蘇格蘭沿海，水獺也是在近岸淺水區覓食。而雄魚負責守護巢穴。圓鰭魚的交配模式極不尋常。例如鰕虎魚、刺魚和一些隆頭魚，都是雄魚建立巢穴，雌魚來到產卵，然後雄魚保護卵子。

左圖可見雄魚被水獺捕食的數目遠遠超出雌魚。父親爲了照護下一代，守衛家園，要付出昂貴的代價，甚至死亡。



守衛下一代不是必然要爲它們提供食物。這是澳大利亞椿象，母親保衛卵子和已經孵化的蛹（若蟲）。沒有母親的守衛，可能沒有卵子可以存活孵化成蛹。昆蟲卵子和蛹有有很多天敵：寄生蜂，草蜻蛉等。

昆蟲和其他節肢動物常見有親代照護。蜈蚣是真正偉大的父母，出去覓食，把食物帶回來餵食嬰兒。蜈蚣嬰兒長大到是成蟲約 80%的大小才斷奶。蜈蚣每一窩也許有十或十二條幼蟲要照護。



餵食幼兒的另一示例是在卵子孵化前完或幼兒誕生時已準備好食物。金龜子、糞甲蟲等昆蟲是未雨綢繆的例子。雄性預先在地面挖洞，收集鮮葉和糞粒，交給藏在隧道的雌性。她把食物弄成橢圓球，然後在上面產卵子。卵子孵化成蛹，吃掉這些食物球。

更可怕的親代照護是創造條件讓兄弟姐妹自相殘殺。「胎內互殘」有一個希臘名字 adelphophagy。





鼠鯊是不尋常的鯊魚，長大後可長達十二至十五英尺。中圖是懷孕鼠鯊的解剖圖，胎兒藏在正在長大的大大卵黄囊。鼠鯊懷孕時有十至二十個胚胎，只有一個存活到出生。這個小惡霸吃掉了其他胚胎。



海螺[228]有同樣的行爲。軟體動物一團團的產卵，孵化的第一個會吃掉其他。這方法確保後代有高品質，適當均衡，有所需生化成分的食物。

有趣的理論問題：保證一個後代的質量是否可以彌補十、十五個後代的損失？



滋養下一代的另一種方式是卵巢或輸卵管的特有分泌。舌蠅[229]是醫學上很重要的病媒，生命史非常有趣。大多數每天產卵十五，二十，甚至五十枚，但舌蠅每次只生一個大型，肥胖和高質量的後代。

[228] http://www.marlin.ac.uk/imgs/o_mussels_whelks.jpg
[229] http://deadlylist.com/Images/Tsetse_Fly.jpg

直至發育的第二齡（幼蟲兩次蛻皮之間的蟲期），卵子一直留在母親的生殖系統，嘴巴吸吮乳白色分泌物。卵子誕生時，立時掉落土壤，鑽進泥土中蛹化。新一代完全無需在母親體外取得食物，一切由母親供應。





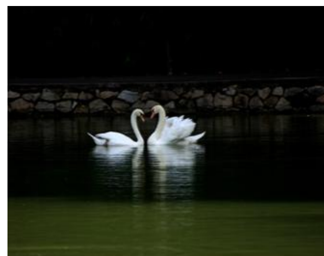
海龍　　雄海馬　　雌海馬

海龍和海馬以及一些青蛙利用育室的分泌物來飼養後代。一些生物的僞胎盤有血管包圍育室。雌海馬的產卵器看起來有點像陽具。海馬交配時，雌性把產卵器插入雄性的育室裂縫，放下嬰兒。好奇怪的海馬。美麗的海龍常見於水族館和書籍封面，生活在南澳大利亞沿海，實際上是冷水海馬。



照護幼兒，不一定要在出生前提供食物，可以做一個很好的卵子或蛋，孵化後才餵飼幼兒。埋葬甲殼蟲把半消化的腐肉反流給幼兒。幸虧有埋葬甲殼蟲，才不會四周散落著屍體。

有時我在家放置捕鼠器，捉拿白足鹿鼠和南澤旅鼠。我的處理方法非常簡單：扔在花園裡。埋葬甲蟲在一個夏天晚上就可以處理掉。對此我一直印象深刻。




天鵝：一夫一妻　　鳴禽：多夫多妻

這是少許自然史。以上的親代照護案例是否有一般模式？你可能認爲交配系統和親代照護有相互關係是合乎邏輯。因此，如父母雙方關心的後代，那麼它們通常是一夫一妻制，例如天鵝；或是多夫多妻制，例如鳴禽類。




羅斯福麋鹿　　　（母親照護）　　　旱獺

如只是母親照護幼兒，通常是一夫多妻制；父親的唯一貢獻是提供精子，然後母親獨自照護後代。不同物種有不同原因採用一夫多妻制。羅斯福麋鹿在廣泛的地盤覓食，雌鹿走在一起互相保護，預防天敵。在交配季節時，雄鹿當時也走過來，爲了爭奪雌鹿而打鬥，但一般雄鹿是四處走動。在交配季節時，雄鹿會保衛後宮的妻妾。象海豹也會保衛後宮的妻妾。但這是有蹄類動物覓食闊葉的特殊個案。

旱獺守護後宮，基本上是守護一堆石頭，免被其他雄性入侵。雌性旱獺以一堆石頭爲棲息居所，無論是否有雄性守護。雄性旱獺只是找到雌性的香閨，守著大門不讓他人進入。

這是資源型的後宮機制。雄性不是守衛資源，就是守衛雌性。雌性只是四處徘徊尋找食物。




紅領瓣足鷸雌鳥　　（父親照護）　　　楊枝魚

只是由父親照護的都是一妻多夫制或多夫多妻制。少數鳥類是一妻多夫制，常見由父親照護；鴕鳥不是真正的一妻多夫，但雄性鴕鳥負責守衛一堆鳥蛋；魚類也有相同模式，例如刺魚，吸盤圓鰭魚，蝦虎魚等等。

居住在北部和北極地區的瓣足鷸是由父親照護幼兒。這是顏色鮮豔的雌鳥；在其他不是一妻多夫制的瓣蹼鷸類，鮮豔色彩是雄鳥的第二性徵，不是雌性。雌鳥長出鮮豔顏色和向雄鳥展示時，卵巢分泌睾酮，她捍衛領土和在周圍的三、四個鳥巢下蛋。雄鳥負責孵蛋，其睾丸產生雌激素。

雌雄鳥轉換了性別角色，是由於激素啓動一個遺傳程序，可以令生物雌性化或雄性化。交配系統就是這樣處理。

楊枝魚和它的親戚—海馬都是由父親照護幼兒。

什麼決定誰來照護幼兒？受精方法頗爲影響是雄性或雌性照護和養育後代。體外受精的物種更可能由雄性照護。這是有道理的，因爲體外受精是雌性前來產卵，要照護的對象是現實的空間，雄性可能有捍衛的理由。

體內受精，後代實際上是在雌性生物的體內，還會住一會兒，這讓雄性有機會跑掉。就是這樣簡單的原因，受精類型決定是雄性或雌性照護幼兒。



因此，海馬是令人震驚的例外。海馬一夫一妻制，體內受精，由父親照護。體內受精是在雄性體內的育室，由雄性照護。在這種情況下，雌性可以自由離開，有趣的是她沒有拋夫棄子，還是留在左右。

海馬可能是這樣的情況：一如海龍或瓣蹼鷸，前期是一妻多夫，然後發展爲一夫一妻制。

怎麼可能由一妻多夫制轉變爲一夫一妻制？如單親已經可以好好照護幼兒，食物供應豐富，一女可以配多夫。從雌性的角度來看，把三或四個卵子交給雄性照護，然後找到另一雄性又放下三四個卵子，不會損害到第一胎的適應度，這樣的行爲是更有可能演化出來。單親父親真的可以照護很多幼兒。

如一開始時雄男性已經積極參與，這事情才有可能發生；交配系統不可能大躍進，必須是從父母雙方都已經照護幼兒的行爲演化過來。

這樣的事情可以發生，可能主要因爲每次下蛋或產卵的數量不多，產卵期較短，例如瓣蹼鷸、水鳥、食火雞（鶴鴕）和鶉鳥。如雌性大體型，不太可能被憤怒的雄性欺侮，又佔主導地位，這種情況更可能發生。



人類的一妻多夫實際上是文化驅動，涉及眾兄弟共同繼承農場；西藏和尼泊爾有這樣的習俗。圖中四兄弟共在一名妻子。這是局限於農業社會的非常交配系統，涉及繼承規則。研讀文化人類學，會發現世界各地這些文化繼承模式確實對人類交配模式和親代照護模式有相當大的影響。嫁妝社會與聘禮社會有很大差異。如家庭的男丁只能繼承一個農場，空間有限，生活艱苦，這些事情有很大影響。

生殖衝突與親代照護

生殖衝突 reproductive conflicts 如何與親代照護互動？以前已提到父母與子女爲了親代投資而衝突。這可以導致黑猩猩性別分配的問題。Trivers-Willard 假說指出，佔主導地位的雌性會多投資於兒子，低級別雌女性會多投資於女兒。

因爲在有有主導階層的社會，高級雄性有更好的交配機率，因此有孫兒的機率較高，若是想有機會在社會階梯爬升，只會真正想投資於兒子，因爲本身已經是佔主導地位的雌性，兒子也是社會高層的機會相當高。

如本身是低級別雌性，生理條件差，兒子找到配偶的機會不大，不值得投資。投資於女兒，將來還有得到孫子的機會。以前已討論了黑猩猩的情況。

生殖抑制

之前也還討論了雌雄雙方爲了親代投資的衝突會導致懷孕衝突，由人類身上的基因組印記調節。這是 David Haig 的概念，進一步由 Bernie Crespi 發展。兄弟姐妹爲親代投資而競爭，將導致育雛減少的分析。



猛禽下蛋的數目往往超出它們撫養的能力，這現象常見於鷹、蒼鷺、白鷺、和貓頭鷹。全部嬰兒都可能孵化，但父母無法一視同仁，養活全部。嬰兒爭奪食物，會殺死對方。一窩五、六隻鳥蛋可能只有一兩隻雛鳥存活。父母不干預兄弟姐妹互相打架，只是袖手旁觀。

親緣選擇論點，是後代要求的親代投資是多於父母願意給出的，因爲雙親各自與所有後代都有有 50%的關係。後代與本身有 100%的關係，與兄弟姐妹有 50%的關係。因此，從這一假設可以看到父母和子女之間的明顯衝突；這得到廣泛確認。

通常在斷奶和孵化時，子女在抱怨，而父母把它們推開。在這類型的衝突，黑猩猩母親勝出。這種情況應視爲子女的要求是超出父母的最佳投資水平和減少父母的適應度。這種情況不是很常見。

在昆蟲綱的群居膜翅目，例如各種蜂和螞蟻，群體的性別比例對子女而言是最佳比例，不是父母的最佳比例。群居昆蟲應有什麼性別比例，有相當複雜的理論，這是基於工人的利益，相對於女王和國王的利益。一些群體的性別比率是向工人的利益傾斜。所以有時子女似乎能夠控制親代投資的這方面。

另一個預測是子女要爲需索的的水平土而付出巨大的代價。所以你應會看到子女努力嘗試，直至到某一程度要爲此以本身適應度付出代價，以爭取更多親代投資，可說是勒索父母不要投資於其他子女。這方面的數據很少。



Bob Trivers 是哈佛大學的畢業生和初級研究員，這位有小孩的年輕父親想出了這個**親子衝突** parent-offspring conflict 理論。

上文提到猛禽的親子衝突，雌性鬣狗也有類似的行爲生態學和演化生態學情況。







230

鬣狗是雌性生殖主導。在出生後第一週，姐妹互相惡毒鬥爭。昨晚我才知道南歐猞猁也是同樣情況。南歐猞猁是頻臨滅絕的貓科動物，只剩下二百多隻[231]。保育生物學家遇上的困難是即是雌性猞猁在養殖基地誕下幼兒，幼崽一個月大就開始互相殘殺，大概持續一個月，通常只剩下一個倖存者。



鬣狗（土狼）有同樣的情況。看來這是睾酮的過度表達。Lawrence Frank 和其他人測量懷孕期的睾酮水平，測定在過度表達，導致雌性鬣狗長出模仿性的雄性生殖器，作爲主導優勢的信號，影響交配和生育。

雌性鬣狗的生殖道有大幅修改。因爲睾酮的過度表達，陰蒂的發育被修改。一群成年鬣狗中，佔主導地位的雌性領導群體，統領其他

230 http://www.free-extras.com/search/1/iberian+lynx.htm

231 譯註：教授原文是一百隻，數字依據 http://ngm.nationalgeographic.com/2010/05/iberian-lynx/holland-text 更新。

雌性，雄性的行爲頗爲溫順。一般是主導雌性霸佔了大部份生育，這是生殖抑制。



生殖抑制 reproductive suppression 的另一例子是矮貓鼬。矮貓鼬是群居動物，一般有八至二十頭生活在一起。佔主導地位的雌性佔去大部分的生殖。它們是貪婪的食肉動物。可以吃蜥蜴，蛇，蜘蛛和蝎子。如下屬雌性犯錯，意外懷孕，生下幼兒時要面臨女領袖的處置。她要把幼兒奉獻給女領袖，幼兒被處死。

這樣的事情剛好是紅背蜘蛛雄蛛自殺的翻版。在這樣的生殖制度和生態限制之下，雌性要在群體中生活，又想生育下一代，唯一辦法是活得長久，日後成爲領袖。

矮貓鼬要活下去，不可能離開群居集團。如因爲懷孕而被迫離開，只會母子皆亡。她必須忍辱偷生。這可能不是最佳方案，但下屬雌性沒有其它選擇下。矮貓鼬看起來很可愛，想不到竟然有這些事情。



狐獴是親戚，也有類似的行爲。通常領導族群的最高階級配偶才有權生殖，並會在正常情況下殺光所有不是親生的幼崽以確保本身的後代有最好的生存機會。Tim Clutton-Brock 研究這些高度群居的狐獴。從人類的角度看，這些可愛動物的小腦袋怎麼充滿著驚人的暴行和罪惡？

親代照護的回報

回到原來的話題：親代照護有什麼好處和代價？好處當然是後代的存活，代價是親代的存活。從吸盤圓鰭魚的例子可見父親爲了保護孩子而死。

物種之間爲何有這麼大的差異？這是因爲在不同環境中，天敵和寄生蟲疾病有不同的發生率，塑造物種生物學的演化繼承也是不同，所以用心特別照護少數子女和粗心照護眾多子女的得益有所不同。

幼兒生活的環境不是由大自然硬性規定，而是因演化而構造。有許多事物曾共同演化，創造出無論回報是大或小的情況。

爲何在某些情況下，是由雌性，雄性或兩者共同照護？體外或體內受精是非常重要，可以解釋魚類的許多情況。鳥類和哺乳動物類的情況是因爲群居的演化，有性別選擇的生育系統的演化等等。鳥類和哺乳動物都是體內受精，解釋誰來照護幼兒必然有其他原因。

父母為何有時會殺死或忽視子女？演化論或適應論的簡單標準解釋：這是為了提高終生的生殖成功，意味著必然有一些非常耐人尋味的權衡取捨，以及社會和生態的一些非常強大制約，否則不會為了長期好處和適應度而犧牲眼前的直接適應度。究竟是如何運作取決於案例。

人類現在也有這樣的情況。如父母雙方 MHC 基因非常相似，會引起自發性流產；人類生殖道構造是適合進行這些事情。人類文化系統也導致這種情況：社會重視昂貴嫁妝，重男輕女導致相當高的殺嬰率，殺死女嬰。中國男性超生估計有 30%左右，男女比例大約是 130:100，尤其在農村，城市沒有那麼高的比例。

這正是我的意思：究竟如何運作取決於個別案例。可以是免疫系統、遺傳模式、社會制度，類似猛禽之類。可以是因為食物供應等等。下一講討論替代育種策略。

閱讀

不知名作者：台灣鳥類合作繁殖的研究

丁伟: 黑白仰鼻猴的觅食生态学、社会组织和保护生物学

殷宝法、魏万红、张堰铭、曹伊凡、王金龙：小型哺乳动物的繁殖投入与繁殖成功率

第三十五講：另外的繁殖策略

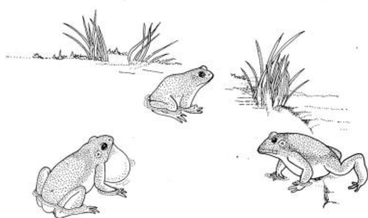
上一講提到父母通常不干預子女之間的爭鬥。Andrea 讀到一篇關於鬣狗的論文 White, P.P. 2008. *Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, Crocuta crocuta. Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 353-361*，指出其實母親鬣狗有介入子女之間的爭吵，可能是因爲在某些季節能夠得到足夠食物。

更重要的訊息是我很感激有人賜教。這門課程涵蓋令人難以置信廣泛範圍的生物學，我沒有看過所有最新文獻。各位在準備論文時有任何心得有教於我，爲講義多添一些資料，無任歡迎。

替代育種策略

今天談論替代育種策略 alternative breeding strategies。今天的一些驚人的幻燈片都是圍繞著一個基本想法：育種策略是以**頻率依賴性** frequency dependence 爲依歸。通常的情況是，在演化的歷史中，雄性取得交配中的主導地位，他的行爲和形態的演化是由有性生殖驅動。交配制度還有一妻多夫制等等。這兩種情況是焦點所在，把生物學推到了一定程度。

事情一旦開始演化，有機會創造了其他選擇，即是這一講的主題：爭取交配的其他方法，不同生物有很多不同方法。



典型例證是各種青蛙，不僅僅是牛蛙。雄蛙聲聲叫，雌蛙聽到，來到池塘；雄蛙以難以置信的強壯前臂抓住雌蛙。留意雄蛙前臂與雌蛙不同。

雄蛙真的有大力水手 Popeye 的類固醇膨脹前臂，一旦它抓住雌蛙就很難撬開，因爲這是他的繁殖成功的依靠。如雌蛙被鎖定時產卵，雄蛙就有後代。如有小雄蛙捷足先登，大雄蛙依然會一把抓緊，把小雄蛙擠死。主導雄蛙佔主導地位，雌蛙被吸引，因而爲小雄蛙的另類行爲創造了機會。



我在瑞士的家，鄰居花園有池塘，雄蛙在那兒聲聲叫，雌蛙應聲而至，雄蛙老實不客氣跳到她的背上。雌蛙不得不背著這傢伙拖拉一百米才來到池塘；在這期間，其他青蛙可能試圖跳上。

驅動這些強烈行爲的部分原因，是池塘的短暫生命，只在短短時間內適合蝌蚪生長。因爲有這特殊情況，所以在這一兩天的激烈行爲令人難以置信。

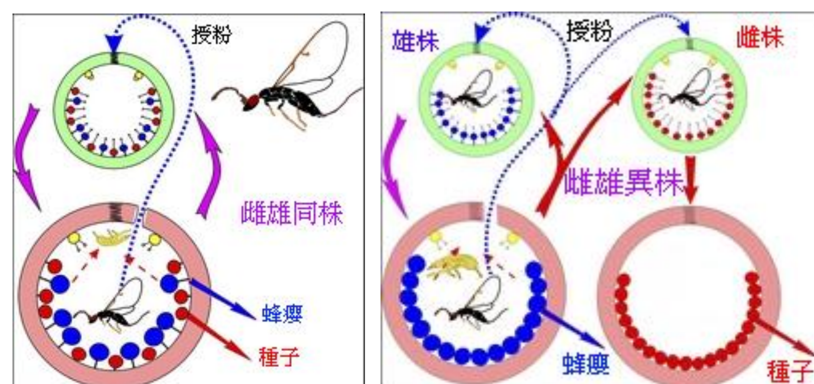
無花果和小蜂是生態與演化的奇觀。我不可以說得很準確，因爲事實上我認爲我們知之不多。

無花果並非無花，花是開在果托裡面。世上有五百多種無花果，許多是在熱帶雨林，是重要的生態資源；當其他樹木未能提供食物時，無花果整年提供食物。每個無花果品種一般有與本身共生的小蜂品種，沒有小蜂，無花果不能傳授花粉。

無花果犧牲本身一些種子以養育幫忙授粉的小蜂。這顯然是從祖先的情況演化而來：當時小蜂是無花果的寄生蟲，造成損害，但現在已演化爲複雜的互惠互利共生關係。無花果和小蜂雙方的共生策略各有不同。無花果有時是**雌雄同株** monoecious，有時是**雌雄異株** dioeciou。小蜂有極爲不同的策略，取決於是在果外或果內交配，有時同一小蜂品種有兩種策略。

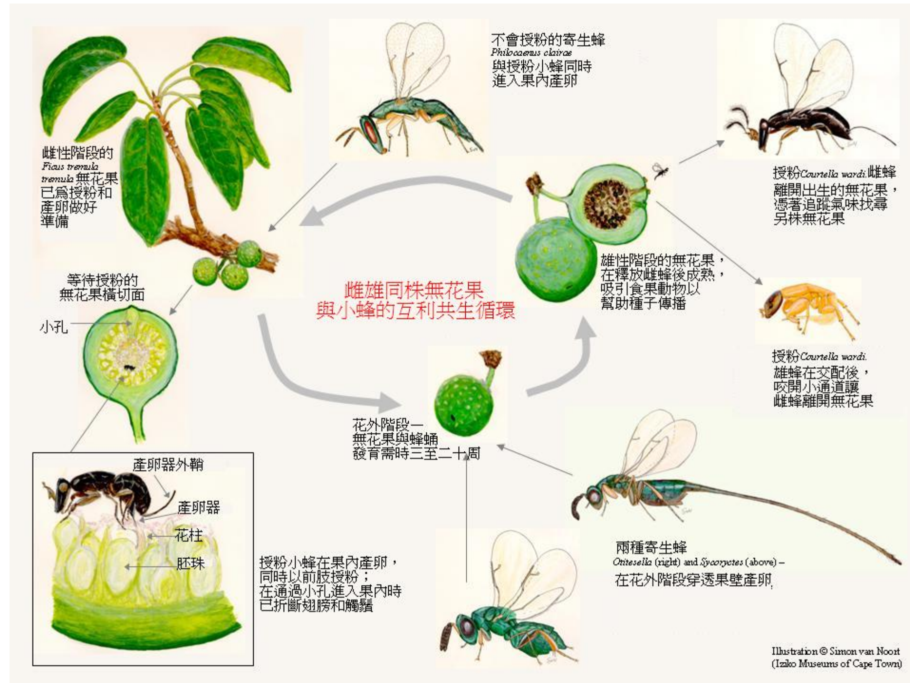


從圖片可見無花果和小蜂的比例，榕小蜂非常細小。吃了有機商店的無花果，可能不知不覺也吃了一些小蜂。無花果的花柱可長可短，意味著無花果爲了下一代，要製造可能成爲榕小蜂目標的花朵。



不同的無花果樹有各自專屬的不同小蜂群，小蜂和無花果樹之間的親密關係大同小異。這互利關係的第一步是雌蜂到達內裡長著幾百朵小花的無花果花托，花托只有一個小洞可以鑽進去。在這個過程中，雌蜂完成了自花授粉，或是帶來其他無花果的花粉完成授粉。雌蜂在雌蕊的子房產卵，然後死去。

無花果是一種榕果，分爲雌雄同株與雌雄異株兩類。雌雄即使同株，其兩性的生殖功能階段有時間差距，約爲三至二十星期。授粉的小蜂壽命只有幾天，所以實際上是小蜂的後代傳播花粉。雌雄同株的雌果部分發育成種子，部分形成**蜂瘿** gall。雌雄異株，則是雌果產生種子、雄果產生花粉和蜂瘿。植物組織受昆蟲分泌物刺激，細胞加速分裂而長成蟲瘿這樣的畸形構造。小蜂刺激無花果，形成蜂瘿。



無論是雌雄同株或是雌雄異株，小蜂幼蟲終生住在蜂癭，在其內成蛹。孵化的全盲小雄蜂沒有翅膀、在果內尋找還躲在蜂癭的雌蜂，交尾器插進去讓雌蜂成孕。雄蜂同心協力把沒有出口的無花果咬開一個通道亡（有些品種有天生通道)，讓稍後羽化的雌蜂順利出去。雄蜂完成任務後就死去。無花果的雄蕊長在通道附近，雌蜂出洞時沾附花粉後飛走，找尋新株產卵，開始另一循環，也幫助了授粉。

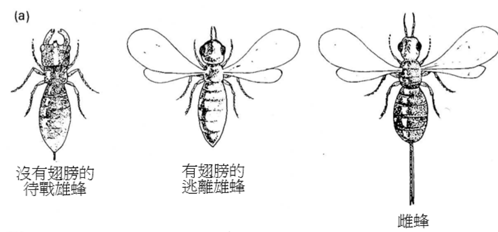
雌雄異株的無花果情況稍有不同。雄株的花柱短（上頁右插圖的藍色花柱），方便雌蜂產卵。雌株的花柱長於雌蜂的產卵管，雌蜂因而無法產卵，但身上攜帶的花粉可以讓雌花授粉結果。雌蜂沒有學會避開對己無益的無花果雌株，因爲無花果的雌雄兩種果實，其顏色、大小和氣味都是差不多。

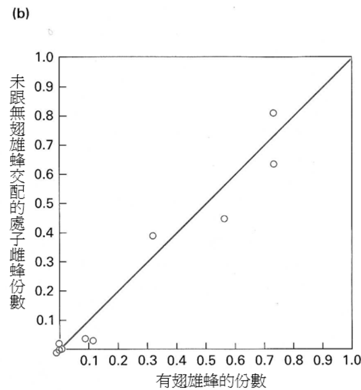
小蜂在無花果內完成生命循環，尤其不見天日的雄蜂。無花果利用雌蜂授粉。雙方形成「互利共生」的共生關係。

除了授粉的小蜂，寄生蜂也是以無花果爲家：有些以無花果爲食物，有些捕食小蜂。寄生蜂的雌蜂的產卵方式，是在無花果外鑽洞把卵子放在裏面。在無花果樹分佈密度低的地方，無花果內可能只有一隻雄蜂，沒有雌蜂。雄蜂長出翅膀，飛出去尋找配偶。在無花果樹集中的地方，雄蜂不用飛，但要面對同住的其他競爭者。雄蜂會互相仇殺，往往最後只剩下一隻雄蜂。[232]

無花果有兩種方法生產種子：一種方法方便小蜂，另一種孕育新一代的無花果。這關係真複雜。

[232] 無花果插圖和補充資料取自 http://www.figweb.org/





另一方面，雄蜂也可以有不同的交配策略。一些雌蜂在離開無花界時未經交配；若是雄蜂也逃離，就無需爲了找尋配偶而與其他雄蜂生死博鬥。但兩種策略有非常強烈的形態權衡取捨，不可能二者兼得，只能二取其一。每個策略有多少好處取決於當地的生物學。有多大的可能性雌蜂在離開密封的果實前依然是處子？這就是頻率依賴性。

生物的形態彼此不同。這是生殖策略導致的變化，造成重大的形態變化。



從演化和發育的角度來看，小蜂的演化很完整，因爲所有這些形式都是來自一基因型。雄性是單倍體，雌性是二倍體，都有相同的基因型，可能只是一個有兩個等位基因的常染色體就決定是那一個類型：飛離巢穴或是留在那裡打架。

看過了牛蛙和小蜂。牛蛙的生物學相對簡單，而小蜂的生物學幾乎是任意的複雜。兩者都爲雄性的交配策略創造了替代方案。背後的推動力量是事先有非常發達和演化的生物學，替代方案已經暗藏於內，可以想像這些替代方案是先前條件下的寄生蟲。

魚類的交配策略和親代照護方法是最多元化和廣泛。調查雄魚的交配策略得出以下的定義。

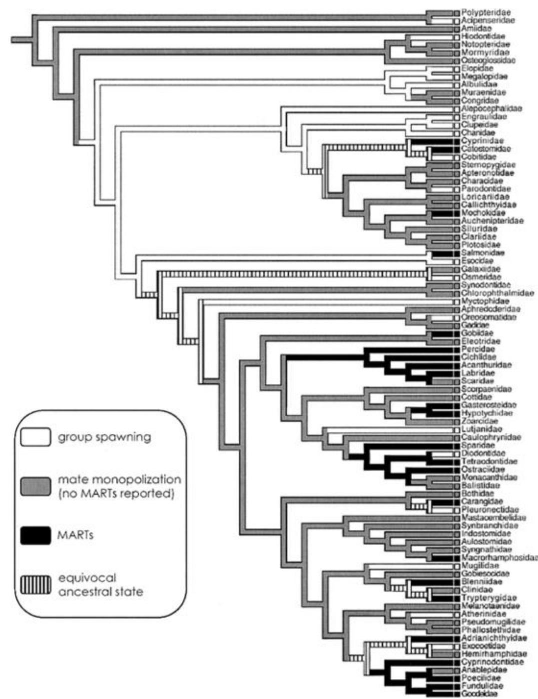
寄生型雄魚的生殖行爲有三種不同類型：偷摸潛行、模仿雌魚、海盜惡霸。偷摸潛行者利用速度或隱身來接近產卵的雌魚，不一定看來像雌魚，只是在四周流連，一旦雌魚開始產卵，就竄然而來。

有些模仿雌魚，欺騙保衛領土的雄魚；如附近有雌魚走進來，模仿者會露出真面目，釋放精子而不是卵子。驚奇，驚奇。

海盜式雄魚是大惡霸，讓其他雄魚清理地盤，建立巢穴，做足功夫以吸引雌魚。一旦雌魚進入，惡霸就跑進來，以勢凌人，趕走弱者。

也有合作性雄魚生殖行爲。體積較小或競爭力較弱的雄魚成爲「衛星雄魚」，伺機争取繁衍後代的機會。衛星雄魚可以顯示和協助防衛領土和親代照護。這不必然完全是短期，自私的剝削；可以有合作的交配，如是雙贏局面，這情況會穩定下去，各方在相互作用中各取所需。

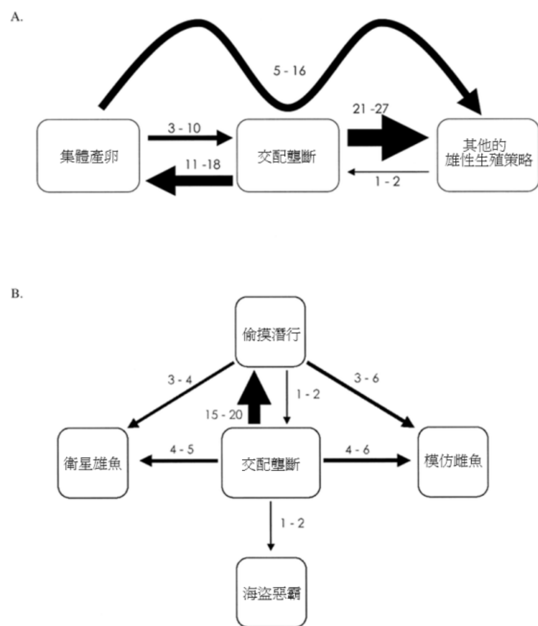
只是看看衛星雄魚、偷摸潛行和模仿者這些形態，一般都沒有警衛和海盜的性別選擇飾品。海盜和警衛在形態上沒有很大區別，但行爲上有區別。



這是不同生殖策略的發育系統分佈。白色是集體產卵，灰色是交配壟斷，又沒有其他的已知方案；條紋是模棱兩可，尚未解決的祖先情況；黑色是有不同的雄性生殖策略，爲數不少，包括一些鯉科、一些蝦虎魚、唇魚和麗魚等等。

要點是魚類有很多不同情況，從系統發育樹的黑色零散分佈，可見多個品種各自獨立又多次聚集在多種雄性生殖策略。

通過系統樹分析，一般假設是從交配壟斷開始：一個守衛的雄性和一個雌性。然後可能是在祖先情況中出現了集體產卵的一些演化，似乎出現了有一些過渡至不同的生殖手段。



各種生殖策略中，看起來最常見的是偷摸潛行策略。這似乎是最輕鬆，至少是最常見的演化過渡。從偷摸潛行或配偶壟斷，可以得出模仿雌性和衛星公魚，然後是合作策略。海盜惡霸不是那麼普遍。



以下逐步分析一個案例，比簡單情況更爲複雜，但案例中可計量的東西是頗爲簡單。本系的 Suzanne Alonzo 的博士論文和博士後都是研究生活在地中海的瀨魚。她交給我這些幻燈片。

這案例是關於雄性築巢和親代照護。雄性守衛建立巢穴需時約十天。巢穴約三分之一被遺棄，可能是因爲有種內或種間互動。雌魚選擇在那裡產卵，不是選擇雄魚的巢穴。雌魚選擇的地勢可能有一條或多條雄魚。


（一）



（二）


（三）

圖（一）是雄魚在海藻中築巢，已經清理了一個洞。圖（二）的雌魚在巢穴之上遊戈。圖（三）是模仿雌魚的偷摸潛行者，在巢穴附近經常有二至十條偷摸潛行魚在閒蕩。

Suzanne 簡單的利用演化賽局理論提出問題：應否擔當守衛或是偷摸潛行？換句話說，應否把精力投入到守衛巢穴和雌魚，或是盡量提高精子生產？這基本假設是成本效益分析。

守衛巢穴假設是可以降低精子競爭的風險。瀨魚是體外受精，因此雄魚精子成功完成任務的機率，是與精子在一堆精子雲所佔的頻率有直接關係。

守衛雄魚不知道是否身處於精子競爭，因爲模仿雌魚的偷摸潛行者看起來很像雌魚，守衛只是看到四周有幾條雌魚，很難知道對方是否真正雌魚。偷摸潛行者心知肚明，知道正面對精子競爭。這例子說明行爲生態學家是這樣考慮問題。

利用笛卡兒還原法（歸約法），可以算出歸因於守衛的生殖成功。

$p_G (S_G/(S_G+S)) + (1-p_G)$

p_G =精子競爭的風險；S_G=每次交配時生產的精子；(S_G+S)=其他雄魚的精子競爭；$(S_G/(S_G+S))$=受精卵子的比例；$(1-p_G)$=沒有精子競爭的機率。

歸因於生產精子的生殖成功：$p_S (S_S/(S_S+S)) + (1-p_S)$

p_S =精子競爭的風險；S_S=每次交配時生產的精子；(S_S+S)=其他雄魚的精子競爭；$(S_S/(S_S+S))$=受精卵子的比例；$(1-p_S)$=沒有精子競爭的機率

守衛雄魚要考慮體內分配的這兩種可能性：何時從守衛得到的好處是大於生產精子？簡單說法：守衛的相對成本要少於生產精子的相對成本。

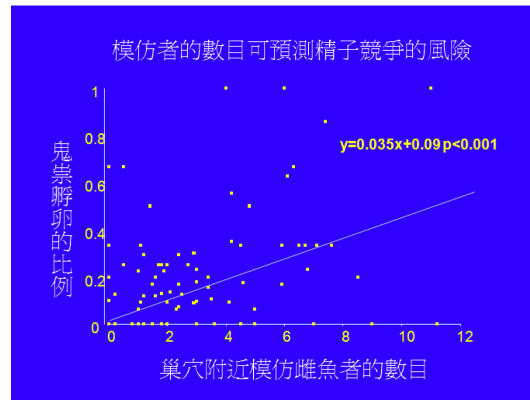
如 $p_G (S_G/(S_G+S)) + (1-p_G)$ 大於 $p_S (S_S/(S_S+S)) + (1-p_S)$ ，簡化爲 p_G /p_S 小於 $(S_G+S)/(S_S+S)$ ，那麼守衛是有較高成功率。p_G /p_S 是守衛交配的相對成本，而$(S_G+S)/(S_S+S)$是生產精子的相對成本。

列出方程式，不是要求各位寫下來或複製，或者認爲這是最佳算法，而是指出遇上新問題時，利用用非常簡單的邏輯，盡量保持簡單，看看簡單邏輯是否有任何意料之外。

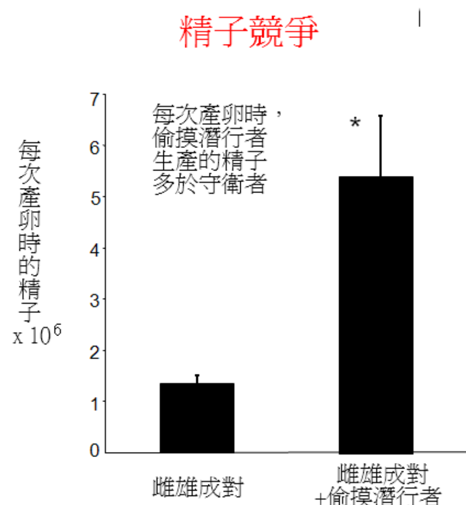
希望以上的評論激勵人心：在這些情況下，簡單邏輯已經很管用。科研不必然是基於人們不能明白的隱晦技術。



從代數回到魚類，以美國紅魚爲例，築巢的雄魚不知道是否面對精子競爭，但模仿雌魚的偷摸潛行者心知肚明。受精率約爲 100%。因此，築巢的雄魚能夠通過守衛交配降低精子競爭的風險。



有真正的證據。直軸是鬼祟孵卵的比例，橫軸是巢穴附近模仿雌魚者的數目。從數據可見：鬼祟孵卵的比例是隨著模仿者數目而增加。



這些數據是每個魚卵的精子數目，以百萬爲單位。

如只是雌魚和雄魚單獨成對產卵，雄魚產生的精子相對較少（右柱）。偷摸潛行者會生產較多的精子。左柱是一對雌魚和雄魚，另加一偷摸潛行者。偷摸潛行者不用花精力於守衛，可以生產更多精子。

守衛雄魚有主導地位，體積又較大，通常更接近雌魚，他的 150 萬個精子實際孵出的後代是多於偷摸潛行者的 500 萬個精子。

守衛雄魚投資於守衛，回報是高於分配給精子的好處。模型預測守衛雄魚應有較高的生殖成功，資料來自比上一圖表更多數據的分析。

偷摸雄魚其實是盡其所能，做好一份壞透了的工作，他們的交配成功率忽高忽低。偷摸雄魚在生殖季節中遊走於人家的地盤，一而再，再而三嘗試偷襲，但能夠成功向卵子授精時多時少，差異很大。守衛雄魚的成功率較高。

這是有趣的世界觀，我認爲這是利用賽局理論分析頻率依賴得出的基本觀點。這世界沒有最佳的解決方案，這世界有失敗者，有衝突。

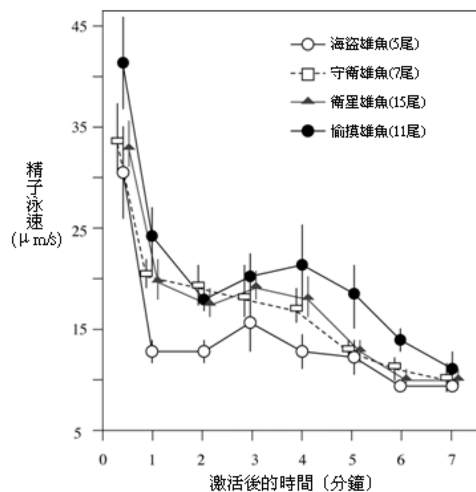
在這個交配系統中，必然有長期衝突，基本上是因爲越多守衛雄魚，偷襲者就有更多機會；越多偷襲者，偷襲者的交配成功率降低。因此，這情況會維持中度頻率，但永遠不會消失。



這是不錯的棲息地。水質清徹，相當寒冷，約 18 至 20 度攝氏度。很適合觀察。

在過去二十年，行爲生態學最爲強調的有趣部份是配子的行爲生態學。精子的替代策略，卵子的替代策略，都是這一回事。是否真正看到替代策略反映在精子的層次，以及成體的層次？

不同交配策略的雄魚，其精子在激活後的平均泳速



Fitzpatrick, J.L. et al. Biol Reprod 2007;77:280-284
Biology of Reproduction

這是非洲中部坦噶尼喀湖一個麗魚品種的個案：生存在貝殼的飾圈沼麗魚。採取不同策略的雄魚生產的精子其實有不同的泳速。

從圖片可見：精子在第一分鐘的泳速是最快，說明開始時消耗的能量最多。在隨後的五，六分鐘，偷襲者的精子似乎維持較佳狀態。

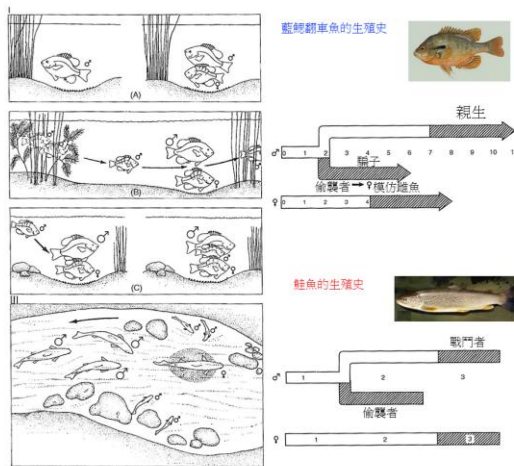
這情況很有趣：整個生物的替代形態和行爲，是關係到在配子層次的泳速變化水平。這方面沒有多少研究，我認爲還有更多事情我們不知道。

[233]

[234]

[233] http://i.treehugger.com/images/2007/10/24/Bluegill%20Sunfish%20subs.jpg

[234] http://latimesblogs.latimes.com/photos/uncategorized/2008/04/07/chinook_salmon.jpg



其他魚類的情況又怎麼樣？雄性有替代生殖策略，有很多文獻。經典例子有藍鰓翻車魚（左圖）和美國西海岸的鮭魚（右圖）。

這些數字實際上是以年計算。翻車魚相當長壽，雌魚長大至成熟需時四年左右，然後大概有三至四年的生殖生活（灰色範圍）。雄魚長至一歲左右要作出決定：或是成爲偷襲者或模仿雌魚的偷摸潛行者，或是多用五年時間成熟成爲佔主導地位的守衛型雄魚。

藍鰓翻車魚建築挖巢穴，雄魚守護卵子。雄魚與雌魚交配時，分別排出精子和卵子；偷襲者這時跑進來，走在它們的中間，也排出自己的精子。

西岸鮭魚的體積和生命史的差異更是戲劇性。雄魚也是在一歲左右要決定或是留在溪流或是去大海闖蕩。鮭魚溯河產卵，春天時在溪流的水流通暢的礫石中產卵。卵子孵化後，不同品種留在淡水的時間長短不一。

許多會回到大海，很危險的路程，要經歷下游的天敵；進入北太平洋，還要面對海豹和殺人鯨魚等等食客。成長中的鮭魚從加利福尼亞州到阿拉斯加州的任何河流去到阿拉斯加灣，旅程足足有三千英里。得到的回報是快速發育，可以吃到淡水沒有的海洋生物，當然要冒上巨大的死亡風險，才能贏得快速發育的效益。雌魚長大後，回到溪流，逆流而上築巢。

鮭魚有奇妙的歸巢能力。據計算，鮭魚沿著大河向上遊，可以嗅出不同支流的氣味，左右鼻孔可以檢測出一個分子濃度的差異。鮭魚沿著正確路線迴流到特定的地點築巢。鮭魚能夠推開石塊，挖掘築巢產卵。有同樣經歷的雄魚也來到了，回家孵卵。潛伏在附近的是沒有到過海洋的偷襲者，瘦小的小傢伙，從來沒有承擔風險，偷偷走進去孵卵。

雌魚釋放的卵子掉在產卵場的砂石，實際上是在體外受精，這不是容易控制的。毫無疑問，遠洋歸來的大雄魚惱火這些小傢伙偷竊了交配。但偷襲者體型小，可以藏在磯石。

實際上這是穩定的多態性。沒有雄偉的雄魚在旁守衛，雌魚不會排卵。這些小傢伙不會引起雌魚有什麼反應。因此，守衛雄魚的存在是爲偷襲者創造機會。



事實證明十六個不同品種的糞甲蟲也有偷襲者和守衛者。偷襲者有較大的睪丸，而偷襲者的頻率影響了雄性排精的代價。守衛雄性看到附近有偷襲者，就投入更多於排精。

一直都在談論雄性，沒有談論雌性，因爲一般是雄性離開的。在什麼交配系統中，雌性有可能發展出另外的生殖策略？

[235]

一妻多夫制。這是亞馬遜河的水雉。她的領土約一英畝，統領四，五頭負責孵蛋的雄鳥。在這種情況可能會演化出雌性的替代生殖替代策略。事實上，在動物世界中一妻多夫制是如此罕見，所以證據非常少。但抽象的想法認爲在那種情況下是可能發生。另一種情況是文化演化。歷代皇朝的後宮中，有許多女性的不同生殖策略。

頻率依賴性

替代育種策略的主要問題是頻率依賴性的概念。這是終生要記住的重點。那就演化很好塑造了守衛雄性和雌性，就形成了焦點，爲與頻率相關的少數人行爲創造了機會，例如偷襲式或海盜式或模仿雌性。

依賴的條件已經很好的建立。我提到魚類在一歲左右要決定或是長大成爲守衛者，或是偷襲者，或是模仿雌性；這往往取決於當時的情況條件。當時是否長大，還是發育遲緩？如鮭魚或翻車魚長大的情況優勝於人，極有可能立志長大後到海洋歷險或是多等待五年成爲守衛者；如發育情況不佳，將致力模仿雌性或成爲偷襲者。

重要的是要看到這是一個依賴某些條件的策略，這可能取決於很多東西，不必然是取決於某一個體的某些遺傳質量，可以是依賴成長歷程，當地環境，以及導致發育快慢的種種原因。在這種情況下，條件依賴性是證據確鑿的。

雌性的選擇往往是沒有答案的問題。你可能會認爲雌性可能偏愛兩種雄性形態其中一種，但事實上我認爲，如果細想一下，雌性選擇可能不是有很多理由。雌性有幾千年的演化史，告知她如何決定。是否會偏愛守衛型或偷襲型。超級雄性會更成功，有辦法令卵子受精，因爲超級雄性的適應度更高，希望兒子也是這樣的適應度。

但守衛型和偷襲型這兩個型態的頻率依賴又是什麼一回事？假設兩者處於演化均衡。

彼此的相對適應度應該是相等的。這兩個傢伙因爲頻率依賴的過程已經走到了演化均衡，如何從中選擇？答案是與演化沒有關係。兩個傢伙會得出相同數量的後代。這因素穩定了這種互

[235] http://chandra.as.utexas.edu/~kormendy/SouthAfrica-w/AfricanJacanaJ-3546w.jpg

動。事實不是雄性互相競爭，而是競爭已經到了均衡點，雌性沒有任何理由要偏愛任何一方。兩者會給出相同數量的後代。

雌性是否更願意和強勢雄性交配？只會在遇上強勢雄性時才產卵，而不是遇上弱勢雄性？

雌性的演化史開始時，已經是雄性分強弱的情況，所以雌性沒有偏好，因爲她們的目的只是產卵，只有守衛型能幫忙。從這意義來說，雌性會偏愛守衛型。

但在實際的交配情況，雌性只能在身邊的小空間活動，周圍有一位守衛和許多偷襲者，雌性懶得理會。因爲無論卵子由誰授精，卵子終會落入由守衛照護的巢穴。

因此，精子的適應很有趣，越來越清楚，對配子的演化越來越多文獻。事實證明，配子演化可以是相當複雜。有些概念提到神風自殺式的精子，或精子本身在女性生殖道分裂成不同策略等等。這是有趣的研究題目。

下一次是最後一講，談到自私，利他主義和合作。

第三十六講：自私與利他

這一講以生態學和演化一些最有趣，最微妙和最深切的問題來結束課程，總結演化，生態和行爲這些領域。

講座先提出親緣選擇可能導致利他主義和合作的演化，以及其他的觀點，目前的情況更加微妙。目前，我們對沒有關係的個體可以合作，有很好的解釋。

這條研究路線是由達爾文的誠實聲明所挑起；我相信透明和理智誠實的科學家都應該這樣。他說明他願意放棄他的理論的條件：如能夠證明個體多次犧牲自己的適應度以提高他人的適應度，就應該推翻天擇理論。這自然地引人注目。這一講給出邏輯和結論：如只是頭腦簡單的相信十九世紀中期的天擇理論，不可能有利他主義和合作。

導致生殖成功的基因預期會在種群中增加頻率；如基因導致削弱個體適應度的行爲，反而提高沒有這基因的其他個體的適應度，這基因不應該持續。這是否意味不可能有合作和利他主義？



早期的另一種解釋側重於**群體選擇** group selection，標誌性的例子是蘇格蘭紅松雞。群體理論聲稱紅松雞會限制本身的繁殖，避免過度消耗糧食供應，從而保存整體種群。這樣一來，問題是「爲何個體不應該減少生殖，從而避免過度消耗食物供應？」

問題在於任何單一個體爲了造福整體種群，但是以本身的後代爲代價。大眾得益，但成本由單一個體承擔。任何自私的個體決定不遵守，不減少生殖，將從中受益。其他人減少生殖，它得到更多好處。

因此正如演化賽局理論所見，罕見的群體選擇**利他主義** altruism 是不會入侵的。這不是演化的穩定策略，不能抵抗自私的替代品入侵。因此，群體選擇的解釋在邏輯上是錯誤。這並不意味著群體選擇永遠不會成事，以下的討論會說明在什麼條件下這會成事或肯定不能成事。所以這是非常類似公地悲劇。

紅松雞在人口密集減少生殖。種群密度上升，對生育率有什麼影響？原因何在？這是很直接的生理反應。種群密度上升，沒有多少吃的，不可以盡可能多養嬰兒。秋季時種群密集，紅松雞能盡情生育，這是原因。要詳盡理解批評群體選擇的基礎論點，才會放棄群體選擇，轉而尋求其他替代方案。在課程的最後一天，這又回到第一天的課程。

因此，如任何選擇的過程，產生變化的能力是取決於在被選中的生物，其生殖成功有多少差異；取決於候選性狀之間的相互關係，入選單位的差異（在這個案例中，入選單位是紅松雞，無論是個體或群體或整個種群）以及在各單位中該性狀的遺傳差異。

自私

仔細看看這些條件。個體之間的性狀和生殖成功的相互關係，通常是強於其身處的群體。必須考慮個體的生殖成功是它的後代，而群體的生殖成功是群體的數量。

從統計數據可見，通常個體生殖成功的差異是大於群體之間的差異。群體的生殖成功取決於個體成員的平均生殖成功，因此通常個體生殖成功的差異是大於群體之間的差異。

個體之間的差異導致性狀的遺傳差異，也是多於群體之間的差異。從人類族群遺傳差異的分析中可見個體之間的遺傳差異有 85%，而其他的差異只有約 15%。

個體的代間時間是大大短於群體的代間時間。物種的平均壽命是以百萬至千萬年計。若是以群體選擇的角度來看如何降低物種的滅絕速度，這是大問題，因爲要百萬至千萬年才會有一次選擇事件。在個體層次有很多，事件發生很多次，群體層次才會有一次事件發生。要點是在任何時段，個體的選擇事件一般是多出很多。

這六個條件的組合，使得自私的突變體能夠入侵利他主義的常住種群。這是更爲精確分析十九世紀達爾文的理論：預期個體是自私的。但是，眼前所見有群體生活，集體狩獵和分享食物，警報，生殖幫工等等；這一切導致群體選擇以外的替代選擇：親緣選擇，懲罰，互利共生。

大家都熟悉親緣選擇的基本思路，有令人不安的哲學意蘊。如事關重要的不是生物成體表現型的存活，而是增加個體基因的頻率，那麼個體爲此而犧牲是值得的，讓更多基因副本進入下一代。

遺傳必須權衡成本和效益。基因不僅存在於個體，也是存在於其親緣。如個體能夠幫助其親緣存活和生殖，回報是大於成本；那麼就會選擇這種行爲。回報是增加了親緣的適應度，成本是捐贈者降低了適應度。

r 是關係系數。生物與親生兄妹姊姊的關係是 0.5，與母親的關係是 0.5，與子女的關係是 0.5。然後算出：與堂兄弟姊妹的關係是 0.125 等等。這就是關係系數 r，即是捐獻者的基因與受惠者的基因因爲有共同祖先而相同的機率，數值介乎 0 和 1 之間。

B = 利益=因這行爲親緣的適應度的提高；C = 成本=因這行爲捐獻者的適應度降低；本身的親緣關係=1；捐獻者幫忙的條件是 $B/C > 1/r$ 或 $B*r > C*1$。然後，幫助的條件是（B 除以 C）大於 1 /r，或 $B*r>C$。

文字說法即是：〔（因這行爲，親緣適應度的提高）X（親緣關係）〕大於〔（因這行爲，捐獻者適應度的降低）X（本身的親緣關係）〕



這個非常簡單的不平等方程是非常有力的概念源自 Bill Hamilton。他在 2000 年去世，我之前提到 Bill 曾在剛果研究，看看艾滋病是否通過脊髓灰質炎疫苗進

入人體。他是很有創意，反傳統的科學家，是過去百年演化生物學的重要人物。

利他



人們認爲可能是親緣選擇的一些性狀：警報，護衛，幫助照護鳥巢和抑制生殖。早期的研究對比松鼠（左圖）和旱獺／土撥鼠（右圖）。研究是基於兩者群居組織的差異，以及某性別與親緣接近的機率。雄性松鼠四處流浪，雌性逗留在地洞附近，負責發出警報；她們一般在子女受到威脅時發出警報，有時子侄受到威脅也會發出警報。這是因爲雌性不會走得很遠，子女和子侄等等都是住在鄰近的洞穴。雌性成體負責站崗，發出警報。

旱獺是相當不同。旱獺是一夫多妻制。雄性坐在岩石上，一群雌性生活在岩石裡面；雄性知道岩石裡面的子女都是自己的骨肉。因此，在這情況下，雄性負責發出警報。

松鼠和旱獺的生理大致相同，但松鼠由雌性負責發出警報，旱獺由雄性負責。這對比說明情況是與親緣關係頗有緊密關係。所以，可能要考慮親代照護的證據是否親緣選擇的證據，還是個體完成生殖的行爲。我沒有答案，但這是一些早期使用的證據。



也許更有說服力的一點是巢穴幫工。有相當多鳥類有巢穴幫工。這裡有四個：斑點翠鳥（斑翡翠），佛羅里達州叢鴉，橡子啄木鳥和白額蜂虎。Ueli Reyer 在東非研究維多利亞湖和奈瓦夏湖的斑點翠鳥。

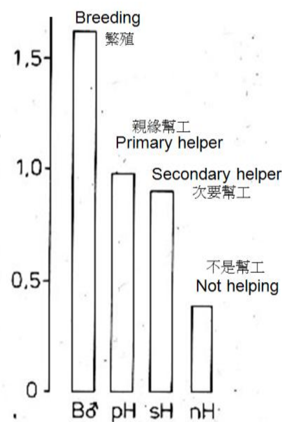
雙棲雙宿的斑點翠鳥	有波浪的維多利亞湖	平靜的奈瓦夏湖
沒有幫工	61=55%	20-62%
親緣幫工	22	10
親緣幫工和次要幫工	13	1
次要幫工	14	1?
	110	**32**

右圖是有配偶雄鳥遇上可能的次要幫工時的攻擊（灰色直柱）或歡迎（白色直柱）行爲。

上半圖爲奈瓦夏湖，下半圖爲維多利亞湖。橫軸是雛鳥數目。

他對比這兩個地方的理由是一個湖波浪湧起，一個湖水平如鏡。湖有波浪，覓食困難，哺養幼兒要有幫手；湖水平靜，覓食容易，不需要那麼多幫忙。親緣幫工是年長的哥哥或姊姊；次要幫工沒有親緣關係。在平靜的奈瓦夏湖，沒有幫工的巢穴比例較高。親緣幫工不是很常見，幾乎沒有次要幫工。從奈瓦夏湖的數據可見一窩只有兩、三頭雛鳥，次要幫工不受歡迎；一窩有四、五頭雛鳥時，幫工較受歡迎。在維多利亞湖，有兩、三頭雛鳥的家庭歡迎幫工；如雛鳥數目較少，幫工受到攻擊。在這案例，幫工是否受歡迎取決於雛鳥數目。次要幫工爲何願意效勞？這是爲了將來接收鳥巢的地點。

斑點翠鳥在懸崖築巢，可以利用的懸崖棲息地實在不多。翠鳥很努力在懸崖挖出一米長的洞穴，在巢穴後面下蛋；能夠接收築巢地點就事半功倍。因此這系統有生態上的約束，而且與關係的程度有相互關係。



種群中有不同類型的角色：繁殖，親緣幫工，次要幫工和不是幫工。要有多年觀察才可以計算鳥類一生從親緣得到的直接和間接的適應度。左圖的數據說明繁殖優勝於幫工。

幫工比不是幫工更有好處，因爲可以接管巢穴。幫助親屬比幫助陌生人更有好處。正在生殖的鳥夫妻只會在有真正需要時才會接受幫助，因爲外來幫工可能變得沮喪和不安，試圖趕走主人，方便自己生殖。

群居食肉動物的情況很有趣，這些都是生殖抑制的案例。非洲獵狗，土狼和無毛鼴鼠這些群居群體通常一起覓食，佔主導地位的雌性一般獨霸全部生殖。

群居帶來免受天敵侵犯的保護，大部份成員一般有親緣關係，但接受非親緣成員加入。因此群居食肉動物是有親緣選擇，暗示有爲了親緣而自我犧牲。

以基因爲中心求解釋演化，有什麼最好的證據？從親緣選擇可以看到一些證據，這似乎有時是成立的，但還有其他解釋。

真正有說服力的證據是天擇對基因發揮作用，不是對個體發揮作用；這是衰老的演化理論和所有支持的廣泛證據。爲了種系（以後的子孫）而犧牲細胞本體（成體）。

有大量實驗證明這是確實的。已經完成對負鼠，果蠅，蠕蟲，細菌的研究。有演化實驗證實這想法。我認爲總體來說，演化影響基因這觀點有很好的支持。這並不意味著親緣選擇是錯誤的，只是意味著更加確信衰老的演化理論是正確的。

親緣選擇

幾乎所有行爲生態學學者都承認親緣選擇是重要的。我強調這點，因爲在我經歷的科學時期，這些都是替代解釋，而證據正在積累；顯然對比松鼠和旱獺（土撥鼠）不是必然令人信服的證據，因爲另一解釋是這只是完成生殖行爲。從那時起，我認爲已經足夠確認親緣選擇效應很可能是正確的。

這還是有一些問題。一些高度專工化的群居群體分工精細，廣泛合作，而成員之間的關係不是比較爲簡單的群體更爲親密。有傾向高估了間接的適應度好處，所以親緣選擇了適應度的好處：只考慮夫妻親代照護的直接後裔，而沒有考慮侄女，侄子，阿姨，叔叔等等。

直接適應度的好處往往被低估。因此，一旦人們了解了親緣選擇，或多或少有傾向把世事硬生生塞進理論建設，在過程中忽視了一些簡單的解釋。想解釋群居生活和合作，最好是看看一些替代解釋，因爲看來親緣選擇不能解釋全部疑問。Clutton-Brock 一生的事業是爲當前潮流的解釋給出簡單的替代解釋。本文的解釋出自他在 2002 年在《科學 Science》296 期發表的文章。

看看群居食肉動物。如唯一倖存的可能性是生活在一起，如群體是由佔主導地位的雌性領導，她有權勢告知下屬雌性必須留下來幫她的忙，即使她們不能有後代。因爲即使下屬雌性要很長時間才成長和等待領袖去世，她們的生殖機會是大於離群獨處。

南非和博茨瓦納邊界的貓鼬要面對的天敵有地上的眼鏡蛇和天上的各種鷹。估計離群的貓鼬活不到二十四小時，也許一些可能活上一星期，但它們要生殖就要活得更長久。因此，群居生活非常重要，即使群體是由大惡霸領導，任人欺侮是值得付出的代價。若是犯了錯而懷孕，領袖會殺了她們。允許下屬雌性留在群體，她們就要幫助。

運行這個系統，基本上是生態的限制和處罰結合，而不是親緣選擇。種群有緊密相互作用，成員的成功取決於群體的合作程度，因爲有雙贏互動而出現合作，即使成員之間沒有親緣關係；水漲眾船高，才可以改善群體的整體成功。

群居食肉動物還有另一些問題。群體規模提升了成員的追趕，生產或守護食物的能力，也增加了發現和抵禦天敵的能力。當群體分裂，生殖單元離開時是五、六個一組，不只是一兩個，群體的的後代會更安全，更能養育下一代，更能防禦敵人和捍衛本身的領土。

不只是貓鼬如此，群居食肉動物一般都是如此。生活在小群體的個體發育速度較慢，較低存活率，較低繁殖成功。小群體經常滅絕。有人認爲小群體會向沒有親緣關係的其他孤獨流浪客招手，以壯大小群體。

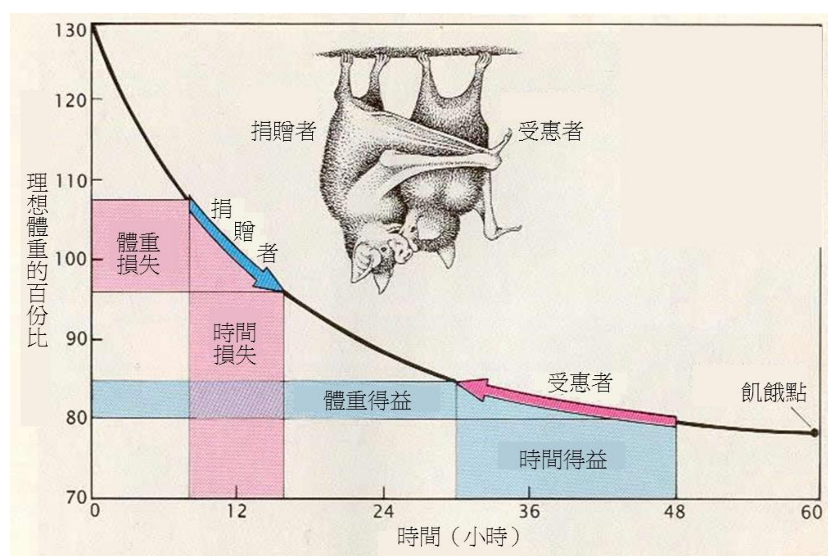
互惠利他主義 reciprocal altruism 是沒有親緣關係的個體彼此合作。基本思路是雙贏互惠：你幫我，我幫你。這樣一來，平等回報是很簡單。參與合作得到的好處大於成本，成員當然樂於參與；如好處與成本相等，成員也樂意。

基本上這是自私的合作，雙方都有好處。如雙方有重複的互動，合作發揮得最好。互惠利他的物種的認知能力相當高，個體要有良好記憶力，要懂得辨認，雙方要有連續的空間才有反複的相互作用。結果是長期的自我利益。

通常有作弊的不利誘因。電影中的吸血蝙蝠記得對方在本身有需要時曾否分享血液，以牙還牙。這是非常接近囚徒困境的針鋒相對策略。



這裡有兩隻吸血蝙蝠：左邊是飢餓蝙蝠，右邊是飽食蝙蝠。如飢餓蝙蝠過往曾經合作，這一回更可能得到回報飼食，爲過往的合作行爲得到獎賞。



這是研究人員的成本效益分析。吸血蝙蝠分享血液的成本效益分析，指出受惠者的好處是大於捐贈者的成本。研究人員在雌性蝙蝠外出覓食後回到巢穴時量度她們的體重，兩天內每小時量

重。飽食回來的蝙蝠，體重是覓食前體重的 130%，但在回巢後一小時，血液大餐的額外增重因排尿而減少一半。如蝙蝠連續兩夜未能找到血液大餐，可能降至原來體重 80%。飽食蝙蝠向飢餓蝙蝠反流 5 毫升的濃縮血液，捐贈者的體重可能降至進食前體重的 110-95%，到下一次飢餓時間縮短了六小時。受惠蝙蝠的得益是 18 小時。因此受惠者之得是大於捐贈者之失。

這是爲數不多的案件，非人類物種被觀察到有互惠利他的行爲。文學作品每多認爲捐贈者和受惠者可能有比這案例更多有親緣關係。這可能有一點兒親緣選擇元素。

幫忙行爲的演化是因爲...		
	對直接適應度的影響	
	幫工	受惠者
操縱	正面	正面
互利共生	正面	正面
對等互惠	負面（單一次互動）正面（長期互動）	正面
親緣選擇	負面	正面

幫助的行爲可以在不同情況下解釋。有些是明明白白的操縱，對操縱者有利，對幫手是壞事。那些群居貓鼬護士呆坐等待生殖的機會，基本上是付出代價；可能有一些間接的適應度好處，因爲她們可能在照護侄女。如護士是主導雌性，好處更多。

互惠的互動對雙方都有利，例如同吸血蝙蝠。長期互惠的相互作用是互利共生，但短期互惠的相互作用不是。後者有些像囚徒困境。如這隻吸血蝙蝠只會相遇一次，就不會有任何動力爲對方輸血，未能挽救生命，這行爲也不會被選擇。

直接適應度是個體的適應度；間接適應度是通過親緣的適應度。在親緣選擇中，受惠者得益，捐贈者損失。因此，實際上成本是以一生中子女的數量來計算，親緣選擇是以孫子的數量來計算。

負責站崗和發出警報的松鼠或土撥鼠，可以設想成本是發出警報時被捕食者捲走，死於天敵的機率較高。當然，演化已經提高這些動物的速度和智慧，盡量減少這些成本。但原則上這是對直接適應度的負面影響。

概括對合作行爲和利他主義的解釋，現在普遍認爲確實有親緣選擇，並能解釋利他主義的犧牲。許多人認爲這是演化生物學在二十世紀的最大成就；起碼那些關注行爲和智力演化的人士認爲如此。

親緣選擇被推到極限，與其他替代方案相比較，實際案例是少於人云亦云提出的說法。這是從眾效應，人們推出這理論，試圖硬生生把大自然塞進理論。大自然的事物不符合理論，並不意味理論是虛假，這只是說明並非所有提出的案例在邏輯上是真正具說服力。

親緣選擇的主要替代方案是個體的長期自我利益，這包括處罰和對處罰的反應，例子是吸血蝙蝠和群居貓鼬。直接影響確實是非常強大，也可以計量。個體長期自我利益對生殖成功的直接影響，是大於較弱的親緣選擇。至於雙贏的互惠合作，這一講沒有時間討論細節。

有相當多的案例是關於沒有親緣關係的不同物種，創造雙贏的互惠互動。不是每個共生情況都這樣，但確實有一些雙贏案例。

閱讀

刘鹤玲〈从竞争进化到合作进化 :达尔文自然选择学说的新发展〉

鄭谷苑〈自私基因〉

（全書完）